

ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

Романов Владимир Иванович

**ФАУНА, СИСТЕМАТИКА И БИОЛОГИЯ РЫБ
В УСЛОВИЯХ ОЗЕРНО-РЕЧНЫХ ГИДРОСИСТЕМ
ЮЖНОГО ТАЙМЫРА**

Специальность 03.00.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук



Томск 2005

Работа выполнена на кафедре ихтиологии и гидробиологии Томского государственного университета

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
член-корреспондент РАН,
И.А. Черешнев

доктор биологических наук,
Е.Д. Васильева

доктор биологических наук,
профессор А.С. Бабенко

Ведущая организация:

Зоологический институт РАН

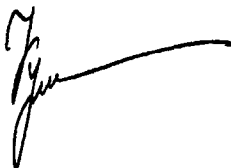
Защита состоится 8 декабря 2005 года в 14 часов на заседании диссертационного совета Д.212.267.09 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук при Томском государственном университете по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, д. 36.

Отзывы на автореферат в двух экземплярах, заверенные печатью, просим направлять в диссертационный совет по адресу: 634050. Томск, пр. Ленина 36, ТГУ, диссертационный совет Д.212.267.09 (e-mail: burova@adm.tsu.ru).

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке Томского государственного университета

Автореферат разослан 2 ноября 2005 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



С.П. Кулижский

2006-4
22.2.15

2215742

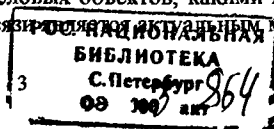
ПРЕДИСЛОВИЕ

Актуальность работы. Территория Таймырского полуострова представляет собой один из наиболее богатых водными ресурсами регионов страны. Кроме крупных сибирских рек, протекающих здесь, Таймыр богат крупнейшими в Сибири озерами (Таймырское, Хантайское, Пясино, Лама, Кета и др.). Особенно интересна с этой точки зрения территория южного Таймыра, где на сравнительно небольшой территории сосредоточены крупнейшие глубоководные озера с разной степенью изолированные между собой. Некоторые бассейны рек (Пясино, Хантайка) представляют собой сложные гидросистемы, в состав которых входят, кроме русловых участков, комплексы разнотипных озер и крупные водохранилища, каким, например, является Хантайское. В этом и сопредельных регионах ранее было описано достаточно много видов и форм лососевидных рыб (Остроумов, 1937; Белых, 1940; Логащев, 1940; Михин, 1955; Ольшанская, 1965, 1967; Лукьянчиков, 1967 и др.). Помимо этих видов и форм, отмечается уникальное разнообразие форм среди голец (*p. Salvelinus*), хариусовых и некоторых сиговых рыб (Павлов и др., 1999б; Фауна позвоночных животных ..., 2004 и др.) именно в горных озерах полуострова, входящих в состав плато Путорана.

В качестве модельного объекта сложной гидросистемы этой территории был выбран бассейн р. Хантайки, в состав которой входят несколько крупных глубоководных и мелководных озер, водохранилище и русловые участки. Самый крупный водоем -- Хантайское озеро по объему воды среди сибирских водоемов уступает только оз. Байкал. Исследования показали, что не только видовой состав основных гидробионтов, но и их основные биологические показатели тесно связаны с условиями их существования в данной водной экосистеме и в пределах достаточно компактной гидросистемы могут существенно отличаться.

Существующие представления о функционировании водохранилищных экосистем и закономерностях становления биоты водоемов далеки от желаемого уровня совершенства, а теория экологических процессов, протекающих в водохранилищах, находится на первых этапах становления (Дрягин, 1961; Поддубный, 1971, 1987; Кудерский, 1972, 1977, 1984, 1995 и др.). Сукцессии в олиготрофных экосистемах, к которым можно отнести формирующееся водохранилище, происходят под влиянием климатических факторов (стойкие и длительные изменения температуры и водности) или в результате деятельности человека. Данные, позволяющих прогнозировать влияние этих процессов, например, на высокоценную сиговую фауну, к сожалению не достаточно, что в значительной степени обусловлено небольшим числом искусственных водоемов, где ихтиофауна была бы представлена достаточно высокочисленными и разнообразными в видовом отношении представителями именно аборигенных рыб. Вместе с тем сохранение биологического разнообразия и разработка методов экологического прогнозирования относятся к числу первоочередных задач, стоящих перед ихтиологами (Решетников, 1979, 1991).

Любой прогноз возможен только на основе долговременных мониторинговых наблюдений за жизнедеятельностью объекта (объектов) исследований. Ценность подобных исследований возрастает, если они проводятся в условиях нестабильных водных экосистем, какими всегда являются формирующиеся водохранилища. Существующие водохранилища Сибири населены главным образом малопенными рыбами, а попытки вселения ценных промысловых объектов, какими являются сиговые, часто оканчиваются неудачей. В этой связи объектом актуальным мониторинг абори-



генных сиговых рыб Хантайского водохранилища. В качестве базовой модели для изучения ихтиоценозов сиговых рыб, среди водоемов со сходными условиями существования, Хантайское водохранилище было использовано и потому, что аналогов в отечественном и зарубежном гидростроительстве крупного искусственного водоема, имеющего столь высокоширотное положение, практически нет

Этот водоем характеризовался *нетипичным*, в том числе и для многих сибирских водохранилищ, путем своего становления, когда основу промысла (до 95 %) составляли хищники (щука, налим, окунь). Вспышка численности этих рыб является своеобразным феноменом для заполярного Хантайского водохранилища и не имеет аналогов. Кроме исследования изменения биологических показателей массовых видов сиговых рыб было изучено влияние уровня режима на биологические процессы, протекающие в этом водоеме. Все это крайне важно при прогнозировании и разработке рекомендаций для рациональной эксплуатации рыбных запасов и для направленного формирования структуры ихтиофауны и сохранения отдельных уникальных видов и популяций рыб в водоеме.

Цель и задачи исследования. Целью работы является изучение морфо-экологических показателей рыб водоемов южной зоны Таймырского полуострова и выявление закономерностей их изменчивости в процессе адаптации к условиям сложных гидросистем.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. уточнить видовой состав, популяционную структуру, систематическое положение и особенности биологии рыб из водоемов южной части Таймырского полуострова и сопредельных территорий;
2. на примере сложной гидросистемы (р. Хантайки) выяснить уровни морфо-экологических адаптаций рыб в условиях разнотипных водоемов Субарктики Средней Сибири;
3. изучить особенности генезиса современного состава лососевидных рыб в крупных озерах таймырского участка Путторанской озерно-речной провинции,
4. выявить общие закономерности в изменении морфо-экологических характеристик разных видов рыб в процессе формирования Хантайского водохранилища;
5. оценить влияние уровня режима водохранилища на биологические показатели сиговых рыб.

Научная новизна. Впервые составлен полный аннотированный список рыбообразных и рыб для водоемов южной зоны Таймырского полуострова в который вошел ряд впервые обнаруженных здесь видов голяян Чекановского – *Phoxinus czekanowskii* Dybowski, озерный голянь – *Phoxinus phoxinus* (Pallas), европейская ряпушка – *Coregonus albula* (Linnaeus), малотычинковая форма муксуна – *Coregonus muksun* (Pallas), черный байкальский хариус – *Thymallus arcticus baicalensis* Dybowski, камчатский хариус – *Th. arcticus mertensii* Valenciennes, таймырский голец – *Salvelinus taimyricus* Michin, каменная широколобка – *Paracottus knerii* (Dybowski)

В результате собственных исследований обнаружена зона совместного обитания двух форм хариусовых рыб, ранее формально относившихся к двум подвидам западно-сибирскому *Th. arcticus arcticus* (Pall.) и восточно-сибирскому *Th. arcticus pallasii* Val. Разработан и апробирован новый методический подход для оценки особенностей строения спинного плавника у хариусовых рыб. На основе анализа морфологических и экологических данных проведена ревизия представителей семейства хариусовых рыб в водоемах Западной и Средней Сибири и предложена новая схема их распространения. Обнаружено, что в условиях симпатрии двух хариусов, один из

них выступает в качестве активного доминанта, что приводит при отсутствии рефугиумных зон к практическому исчезновению второго.

Показано, что генезис ихтиофауны в водоемах Хантайской гидросистемы происходил под влиянием вселенцев как со стороны озер Норило-Пясинской системы, так и элементов байкальской фауны (байкальские хариусы, голец-даватчан), данные обстоятельства объясняют многообразие форм и уникальную сложность популяционной структуры голецов (р. *Salvelinus*) этого бассейна, особенно оз. Хантайского

Для водоемов Таймырского полуострова, на основе массового материала, получены новые данные по особенностям морфологии и экологии представителей семейств карповых, щуковых, сиговых, хариусовых, лососевых, налимовых и окуневых рыб. Впервые подробно исследована биология и популяционная структура рыб, составляющих основу рыбного населения разнотипных водоемов Хантайской гидросистемы.

Проведены длительные мониторинговые наблюдения за изменениями морфологических и экологических показателей массовых видов сиговых рыб Хантайского водохранилища в процессе его формирования, охватывающие в общей сложности двадцатичетырехлетний период (1977–1981, 1995, 1996, 1999, 2000 гг.). Дан анализ особенностей формирования ихтиофауны водохранилища Усть-Хантайской ГЭС.

Вклад автора. Изучением особенностей биологии рыб Таймырского полуострова автор занимается с 1977 г. За этот период нами проведены исследования на всех крупных водоемах полуострова по морфологии и экологии представителей всех массовых семейств рыб. По этим направлениям изучались рыбы из водоемов бассейнов рек Хантайки, Пясины, Таймыры и Хатанги. Наибольшее внимание уделялось исследованиям лососевидных рыб из водоемов южной зоны Таймыра (Хантайские, Норило-Пясинские озера, Хантайское водохранилище). Для уточнения систематического положения сибирского хариуса – *Thymallus arcticus* (Pall.) были проведены исследования в бассейнах рек Обь, Енисей и Лена. Всего проведено около 30 экспедиционных поездок, в результате которых был собран большой материал по различным сторонам биологии рыб Таймырского полуострова. В большинстве экспедиций автор выступал в качестве ответственного лица по выполнению хозяйственных тем и грантов.

Практическая значимость работы. Результаты проводимых нами исследований использовались производственными организациями в 1977–1980 гг. ПО «Красноярскрыбпром, 1990–1992 гг. «Норильским рыбозаводом» – при оценке рыбохозяйственных возможностей Хантайских озер и Хантайского водохранилища. С начала наших исследований на водоемах Хантайской гидросистемы осуществлялись постоянные консультации рыбоохранных и рыбопромысловых организаций (Игарский, Норильский рыбозаводы, совхоз «Хантайский») с целью планирования стратегии рационального рыбохозяйственного использования основных водоемов бассейна, исследования которых проводилось в следующие периоды: 1977–1992, 1995, 1996, 1999, 2000, 2002 гг. (Отчеты НИР: 1980 г, 2001 г.). Результаты ихтиологических исследований на Хантайском водохранилище могут послужить основой для дальнейшего анализа морфо-экологических преобразований у рыб и экологического прогнозирования изменений в структуре рыбной части сообщества в связи с зарегулированием стока рек аналогичных искусственных водоемов в высоких широтах.

Результаты исследований использовались для инвентаризации фауны Таймырского, Путоранского и Большого Арктического заповедников, для подготовки и написания отчета по теме «Изучение фауны рыб Хантайской гидросистемы с целью

подготовки научного обоснования создания особо охраняемой территории по эндемичным и уникальным формам лососевидных рыб» для администрации Таймырского АО (1995, 1996).

Результаты работы послужили теоретической основой для подготовки отчета по теме: «Экология, видовой состав и популяционная структура лососевидных рыб южных водоемов Сибири», при финансовой поддержке РФФИ (проект р98Сибирь 04-03119) Результаты исследований используются в лекционных курсах Томского государственного университета «Частная ихтиология», «Экология рыб», «Рыбохозяйственная информатика» и на занятиях «Большого практикума»

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Среди водоемов Таймырского полуострова наибольшим разнообразием ихтиофауны характеризуются бассейны рек, имеющих в составе крупные озера, расположенные в горных системах, или в предгорье плато Путорана. Многие лососевидные рыбы, населяющие большие озера, представлены здесь сложно структурированными популяционными группировками, отличающимися по морфологическим и экологическим признакам.

2 В генезисе ихтиофауны Хантайской гидросистемы заметную роль играли представители байкальской фауны. Элементы этой фауны вошли в состав симпатричных группировок харьусов и гольцов. Проникновение байкальских гольцов (группа *Salvelinus alpinus erythrinus*) привело к тому, что в настоящий период в бассейне Хантайского озера встречается около 10 морфологически и экологически различающихся форм гольцов, представленных разными филетическими линиями.

3. В условиях гидрологического режима запольярного Хантайского водохранилища показатели линейного и весового роста, как и воспроизводительной способности массовых видов рыб, достигнув своих наибольших значений в период заполнения, начинают снижаться с момента достижения водоемом проектных отметок. В течение нескольких поколений эти показатели способны снизиться в несколько раз, уступая таковым у рыб из окружающих водоемов.

Апробация работы. Материалы и основные результаты работы были представлены на Симпозиуме по охране речных вод Сибири (Новосибирск, 1978), на совещаниях и пленумах Западносибирского отделения ихтиологической комиссии (Бийск, 1979; Тюмень, 1980; Новосибирск, 1981, 1989), на координационных совещаниях по лососевидным (Ленинград, 1983; Тольятти, 1988) и сиговым (Тюмень, 2001) рыбам, на V и VIII съездах Гидробиологического общества РАН (Тольятти, 1986; Калининград, 2001), на Всесоюзной конференции по проблемам микроэволюции (Москва, 1988), на Международной конференции по изучению арктического гольца (Мурманск, 1990), на Всероссийской конференции по изучению водоемов Сибири (Томск, 1996), на конференции, посвященной 110-летию начала регулярных зоологических исследований и зоологического образования в Сибири (Томск, 1998), на научно-практической конференции, посвященной 90-летию Енисейской ихтиологической лаборатории (Красноярск, 1999), на Международной конференции «Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы» (Томск, 2000), на II совещании «Экология пойм сибирских рек и Арктики» (Томск, 2000), на Всероссийской конференции «Современные проблемы гидробиологии Сибири» (Томск, 2001), на Международной конференции «Экология Сибири, Дальнего Востока и Арктики» (Томск, 2001), на I, II и III Международных конференциях «Проблемы вида и видообразование» (Томск, 2001, 2002, 2004), на конференции, посвященной 125-летию основания Томского государственного университета и 70-летию биолого-

почвенного факультета (Томск, 2003), на II Международной конференции «Окружающая среда и экология Сибири, Дальнего Востока и Арктики» (Томск, 2003), на Всероссийской зоологической конференции, посвященной 60-летию ИС и ЭЖ (Новосибирск, 2004), на научных семинарах лаборатории ихтиологии Зоологического института АН СССР (1988), кафедры зоологии позвоночных ИГУ (1985), кафедры ихтиологии и гидробиологии ЛГУ (1988), кафедры ихтиологии МГУ (1988), на объединенных заседаниях кафедры ихтиологии и гидробиологии ТГУ и лаборатории гидробиологии и рыбководства НИИ ББ при ТГУ (1980, 1985, 1988, 1996, 2001, 2004).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 95 работ, в том числе 4 монографии (в соавторстве), учебное пособие (в соавторстве) и 9 публикаций в рецензируемых изданиях, входящих в перечень ВАК.

Структура диссертации. Диссертация изложена на 446 страницах машинописного текста, включая 45 таблиц, 68 рисунков и 73 приложения. Состоит из введения, 7 глав, выводов, списка цитируемой литературы и приложения. Список литературы включает 641 источник, из них 65 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ЮЖНЫХ ВОДОЕМОВ ТАЙМЫРСКОГО ПОЛУОСТРОВА

Первые сведения о гидробионтах, включая и рыб, из водоемов плато Путорана и сопредельных участков можно найти в отчете и, особенно, в коллекционных материалах Хатангской экспедиции 1905 г. И.П. Толмачева. Эти материалы, в совокупности с некоторыми предшествующими данными (сборы П. Палласа, А.Ф. Миддендорфа и др.), послужили основой для первого научного описания Л.С. Бергом (1926) ихтиофауны бассейна р. Хатанги. Сборы голецов (род *Salvelinus*) из озер Ессей и Боганидское послужили материалами для описания двух новых для науки видов – *ессейской* и *боганидской* палий.

Значительный вклад в изучение рыб из водоемов плато Путорана и прилегающих территорий внесли сотрудники НИИ ЭРВНБ (г. Красноярск), о чем подробно описано в книге «Очерки истории рыбохозяйственных исследований Сибири», 1999.

Существенное значение имеют работы сотрудников Игарской зональной промыслово-биологической станции института Полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства, которые проводились в 1937 г. на озерах Мелком и Лама. Результатом этих работ явилась первая обширная сводка по рыбам и промыслу в этих водоемах («Рыбохозяйственное значение Норильских озер», 1940). Где были даны (Белых, 1940; Логашев, 1940) первые сведения о видовом составе, морфологии и экологии рыб данных озер с описанием еще одного нового вида – *гольца Дрягина*.

Лабораторией морфологии озерных котловин и донных отложений Лимнологического института АН СССР на примере озерной провинции плато Путорана с 1968 г. стала разрабатываться тема «Озерные ландшафты Субарктики». Уже со следующего года в составе экспедиции начал работать специальный ихтиологический отряд, который возглавил Г.Н. Сиделев (Озера северо-запада Сибирской платформы, 1981). Работы экспедиции продолжались вплоть до 1974 г. Исследования фауны рыб коснулись большинства крупных озер южного и восточного секторов плато Путорана. Позднее (1976–1983 гг.) сотрудниками ЛИН СО АН СССР проводились гидробиологические исследования на Хантайском водохранилище и Хантайских озерах (Гидрохимические и гидробиологические исследования ..., 1986; Природа Хантайской гидросистемы, 1988 и др.)

Сотрудники Московского государственного университета в 1975-1976 гг. начали изучение экологии и систематики гольцов Таймыра (Савванитова и др., 1977, 1980, Савванитова, Максимов, 1977; Савванитова, 1989 и др.) В начале 90-х годов эти работы были продолжены. Одновременно расширяется спектр изучаемых видов и их реакция на загрязнения со стороны НГМК (Павлов и др., 1994; Павлов, 1997а, 1997б, Савванитова и др., 1994 и др.) Эти и последующие исследования позволили подготовить первую обобщающую сводку по рыбам Таймырского полуострова (Разнообразие рыб Таймыра..., 1999).

С 1976 г. сотрудники Томского государственного университета проводят комплексные исследования в бассейне р. Хантайки. Появившийся здесь (1970 г.) обширный водоем (более 2120 км²) представлял интерес с рыбохозяйственной точки зрения. Эти работы охватывали не только водохранилище, но и систему Хантайских озер. В результате этих исследований оказалось, что фауна рыб Норило-Пясинской системы и, особенно, Хантайских озер удивительно разнообразна. Особенно она богата представителями семейств сиговых (*Coregonidae*), хариусовых (*Thymallidae*) и лососевых (*Salmonidae*) рыб. Многие виды в условиях сложных гидросистем обладают сложной популяционной структурой, которая обусловлена не только разнообразием гидрологических характеристик водоемов этого бассейна, но и уникальным формированием в условиях единого крупного водоема.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЯ

В основу работы легли собственные сборы автора, проведенные на различных водоемах Таймырского полуострова в период с 1977 по 2003 гг. Были обследованы водоемы Хантайской гидросистемы (1977, 1992, 1995, 1996, 1999, 2000, 2002), водоемы бассейна р. Хатанги (оз. Томмот /р. Лукунская/ - 1982, оз. Аян - 1990), водоемы бассейна р. Пясины (оз. Лама - 1983, оз. Кета - 1991, оз. Собачье и пойменные озера р. Норильской - 2003, устье р. Пясины - 2003), водоемы бассейна р. Таймыры (оз. Таймырское - 1986, 1987, р. Верхняя Таймыра - 1986).

Для уточнения некоторых вопросов таксономии отдельных видов и, прежде всего, хариусовых рыб в этот же период времени был собран самостоятельно или обработан предоставленный нам материал из некоторых районов Сибири (*Обской бассейны*: оз. Телецкое, реки Елбаш, Томь, Кайгур, Казым, *Енисейский бассейн*: реки Большой Енисей, Большие Уры, Чапа, оз. Дюкун (Курейский), *Ленский бассейн*: реки Олекма, Алдан, Кенгдей и Северо-Востока России).

В полевых условиях были исследованы следующие показатели: длина по Смитту (Sm) /только для лососевидных рыб/, длина тела (l) - от вершины рыла до конца чешуйного покрова, масса тела (Q), масса тела рыбы без внутренностей (q), степень жирности в баллах, определен пол и стадия зрелости половых желез у каждого экземпляра. Для характеристики воспроизводительной способности самок был определен вес гонад (R) и взяты пробы для оценки плодовитости. Помимо биологических показателей, в основном у хищников - гольцы, таймень, щука, налим, окунь и, по возможности, у других рыб просматривали содержимое желудков, определяли вид жертвы, если это было возможно, что также заносилось в чешуйные книжки или дневники наблюдений. Полевые сборы и лабораторная обработка рыб проводились по общепринятым в ихтиологии методикам (Чугунова, 1959; Правдин, 1966; Типовые методики исследований..., 1974, 1976, 1978, 1981, Кафанова, 1984; Петлина, 1987 и др.). Всего на биологический анализ было исследовано более 14800 рыб из них на плодовитость 4150 самок.

Для оценки морфологических особенностей отдельных представителей или групп сложных в таксономическом отношении лососевидных рыб были использованы специальные методики, которые позволили оценить различные группы признаков этих рыб. Ряд методик были дополнены автором или являются оригинальными подходами.

Остеологические признаки Для выяснения различий между выявленными основными формами голецов озера Хантайского были исследованы некоторые традиционные остеологические признаки. Нами были изучены следующие костные элементы черепа: сошник (*vomer*), межчелюстная кость (*praemaxillare*), верхнечелюстная кость (*maxillare*), нижнечелюстная кость (*dentale*) и язычная кость (*glossohyale*). За основу промеров отдельных костей черепа была взята схема (с нашими дополнениями), используемая для анализа краниологического материала по глубоководному гольцу из норильских озер (Капчук, Лама) и других форм, обнаруженных в этих и других водоемах Таймыра (Савваитова и др., 1977; Васильева, 1980). Всего было измерено около 180 черепов у различных форм голецов.

Внешние морфологические признаки. Морфологический анализ проводился исключительно в полевых условиях и преимущественно на свежем материале. Исключения касались только некоторых мелких видов карповых (гольяны) и керчаковых рыб, обработка которых проводилась в лабораторных условиях. Оценка морфологических особенностей разных видов рыб проводилась с учетом их полового диморфизма, размерной (возрастной) изменчивости (Иогансен, 1953; Иогансен, Кафанова, 1968 и др.). При сборе морфологического материала учитывались некоторые индивидуальные особенности (на уровне семейств) сбора исходных данных (Правдин, 1966).

Просчитывалось число неветвистых (*D_{нв}*) и ветвистых (*D_{ветв}*), или разветвленных лучей в спинном плавнике, то же соответственно для грудного (*P*), брюшного (*V*) и анального (*A*) плавников, число прободенных и общее число чешуй в боковой линии (*L.l.*), число жаберных тычинок на первой левой жаберной дуге (*Sp. br.*), число позвонков без уростия (*VI*) и число пилорических придатков (*Pc*).

Абсолютные величины пластических признаков приводились к индексной форме, для чего признаки головы выражались в процентах от ее длины, а остальные признаки – в процентах от длины тела (*l*) или длины по Смитту (*Sm*, для лососевидных). В отдельных случаях некоторые признаки головы выражались в процентах от длины по Смитту. Все полученные выборочные данные были подвергнуты тесту на нормальность распределения и уклоняющиеся особи в анализ не вводились. Всего на полный морфологический анализ было обработано 2740 рыб. Меристические признаки (некоторые выборочно) были исследованы более чем у 5300 рыб.

Особенности строения спинного плавника хариусовых рыб В диагностике хариусовых рыб большое значение имеют, вместе с традиционными морфологическими признаками, некоторые атрибутивные особенности строения спинного плавника (Световидов, 1936; Зиновьев, Богданов, 1976; Макоедов, 1987, 1999). Наряду с использовавшимися в литературе характеристиками нами были использованы также дополнительные счетные (меристические), пластические и качественные признаки. В частности были просчитаны число пятен между несколькими последними лучами. Поскольку, эти признаки подвержены размерно-возрастной изменчивости и половому диморфизму, для исследования собирался одно-возрастный материал и сравнения проводились с учетом этого. Кроме традиционных промеров – высоты наибольшего неветвистого (*hD₁*) и ветвистого (*hD₂*) лучей, измерялись длины тех частей плавника,

где находились только неветвистые или ветвистые лучи, диаметры наименьшего (d_{\min}) и наибольшего (d_{\max}) пятен. Проводились промеры со 2-го по 10 лучи (от конца) ветвистых лучей. Измерялись неразветвленная (а) и разветвленная (b) зоны исследуемых лучей. В дальнейшем рассчитывался индекс отношения b/a . В качестве «базовых» длин, от которых рассчитывались индексы пластических признаков, использовались: длина по Смитту и длина спинного плавника.

С учетом того, что характер ветвления ветвистых лучей у хариусов оказался достаточно вариабельным признаком, было решено оценивать степень ветвления этих лучей (рис. 1). Нами были выявлены следующие состояния данного признака (для всех лучей, кроме последнего); самое простое ветвление – в этом случае отмечалась только одна развилка (a_0); более сложное ветвление, когда число развилоч составляло 2 (a , b) или 3 (c). Оценка признака проводилась по числу ветвлений, отмеченных для лучей от 2-го до 10-го (счет, от конца плавника).

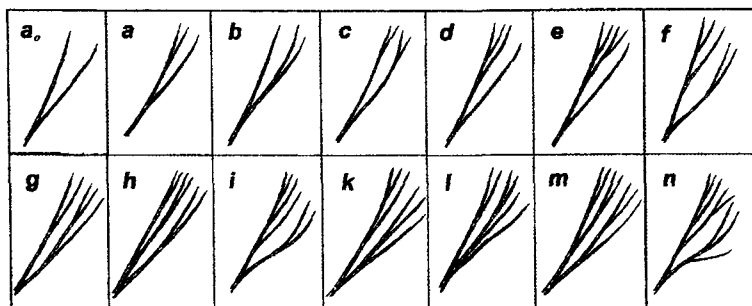


Рис 1 Формы ветвления последнего луча (а – n) в спинном плавнике у хариусовых рыб Сибири и Дальнего Востока

Весьма вариабельным оказалось строение последнего луча спинного плавника у хариусовых рыб. Как показали наши наблюдения, этот луч имеет наиболее сложное строение среди всех ветвистых лучей. Для оценки разнообразия этого признака нами были просмотрены собственные материалы и спинные плавники хариусов, относящихся к разным внутривидовым формам (западно-сибирский, восточно-сибирский, камчатский, амурский, байкальские) вида *Thymallus arcticus* из всех бассейнов всех крупных рек Сибири, включая байкальских, и хариусов из Якутии и Дальнего Востока. Причем у исследованных нами рыб встречались все формы ветвления последнего луча, которые показаны на рис. 1, кроме a_0 . Последнее состояние вообще не характерно для строения последнего луча у половозрелых хариусов. Всего было обнаружено тринадцать вариантов строения последнего луча у хариусовых рыб Сибири и Дальнего Востока (рис. 1: а - n).

Всего было просмотрено для оценки внешних особенностей строения спинного плавника более 600 плавников хариусов из различных водоемов Таймыра, Сибири, Якутии и Северо-Востока России. Часть материала (76 плавников) была обработана по предложенной нами схеме промеров для оценки разнообразия строения лучей.

Статистическая обработка данных выполнялась с использованием пакетов прикладных программ (BMIP, Statistica 5, Microsoft Excel). Вычисления основных статистик, показателя дивергенции Кульбака (D^2), проверка гипотезы о равенстве средних (t – статистика) и подсчет значения CD – критерия Э. Майра для оценки уровня подвидового различия (условного) осуществлялись на персональных ЭВМ (Майр,

с площадью, превышающей 6 км² здесь более 42 (История больших озер . , 1981), причем восемь из них можно отнести к крупнейшим водоемам Сибири. учитывая, что многие из них относятся к числу самых глубоких озер не только Сибири, но и Евразии. Оз. Хантайское занимает второе место по максимальной глубине (387 м) после Байкала среди пресных озер России. Оно же является и самым крупным хранилищем чистой пресной воды среди озер Таймырского полуострова (> 61 км³), а в Сибири – вторым после оз. Байкал.

Специфика озер плато Путорана заключается в том, что, обладая в целом комплексом лимнологических признаков больших озер умеренной зоны (Николаев, 1973), они приобрели много общих черт с малыми водоемами высоких широт. Для крупных озер характерна тепловая инерция больших масс воды, экологическая расчлененность, что создает основу для увеличения биологического разнообразия гидробионтов. В них лучше сохраняются следы бывшей истории бассейна, территории; следствие этого разнообразие их фауны и флоры (Алексюк, Бекман, 1981). Общая биологическая продуктивность крупных водоемов субарктической зоны низкая, хотя экологическая дифференциация озер создает разнообразие условий продуцирования в его отдельных частях и, как следствие, увеличивает качественный состав гидробионтов. Главная лимнологическая черта водоемов высоких широт – сокращенный вегетационный период (около 3 месяцев), термический режим и специфические инсоляционные процессы (полярные: *день и ночь*).

С момента перекрытия в 1970 г. русла р. Хантайки на карте Таймыра появился крупный искусственный водоем – водохранилище Усть-Хантайской ГЭС. Проектная площадь зеркала при НПУ составляла 2120 км². В зону затопления попали лесные угодья площадью 78,5 тыс. га, торфяники 35 тыс. га, а также большая площадь тундры, болота, многочисленные озера и реки. Морфометрия водоема сложная, береговая линия изрезана многочисленными бухтами и заливами. Этот водоем считается самым северным водохранилищем мира.

ИХТИОФАУНА ВОДОЕМОВ ЮЖНОГО ТАЙМЫРА И ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЙ

Ихтиофауна водоемов южного Таймыра достаточно разнообразна, она включает около сорока видов и подвидов рыбообразных и рыб, относящихся к тринадцати семействам восьми отрядов (табл. 1). В списке ихтиофауны мы включили и ряд видов, присутствие которых здесь возможно, поскольку они были обнаружены на близких участках сопредельных территорий. Сравнительно недавно удалось найти здесь озерного гольяна и гольяна Чекановского (Позвоночные животные ..., 2004), ранее для водоемов Таймырского полуострова не указываемых (Павлов и др., 1999б). В диссертации в данной главе дана краткая морфо-экологическая характеристика всех рыбообразных и рыб рассматриваемого региона. В автореферате приводится обсуждение лишь наиболее дискуссионных представителей таймырской ихтиофауны. К таковым, прежде всего, относятся некоторые лососеобразные рыбы (сиговые, хариусовые и лососевые).

Обычно наиболее надежным диагностическим признаком для дифференциации европейской и сибирской ряпушек, считают число позвонков, которых у сибирской в среднем больше 60, а у европейской обычно не превышает 58 (Решетников, 1980). Однако, как оказалось, многие озерные группировки таймырских озерных ряпушек нельзя считать типичными сибирскими, поскольку они имеют позвонков в среднем от 57,7 до 59,0 (Романов, 2000).

Таблица 1 Ихтиофауна водоемов южного Таймыра и сопредельных территорий

№	Вид, подвид	Распространение рыб в водоемах				
		НТ	К	Хн	П	Хт
1	2	3	4	5	6	7
Семейство <i>Petromyzonidae</i> – Миноговые						
1	<i>Lethenteron kessleri</i> (Anikin) – сибирская минога	Δ	?	○	Δ	Δ
Семейство <i>Acipenseridae</i> – Осетровые						
2	<i>Acipenser ruthenus marsiglii</i> Brandt – сибирская стерлядь	Δ	?	○	□	○
3	<i>Acipenser baeri stenorrhynchus</i> A. Nicolsky – сибирский осетр	Δ	?	□	Δ	Δ
Семейство <i>Cyprinidae</i> – Карповые						
4	<i>Carassius auratus gibelio</i> (Bloch) – серебряный карась	?	?	Δ□	Δ□	Δ
5	<i>Carassius carassius</i> (Linnaeus) – золотой, обыкновенный карась	?	?	○	○	□
6	<i>Gobio gobio cynocephalus</i> Dybowski – сибирский пескарь	?	Δ	○	○	Δ
7	<i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus) – язь	?	■	■	■	□
8	<i>Leuciscus leuciscus baicalensis</i> (Dybowski) – сибирский елец	?	■	■	Δ	□
9	<i>Phoxinus czekanowskii</i> Dybowski – голянь Чекановского	?	?	Δ□	Δ□	?
10	<i>Phoxinus perenurus</i> (Pallas) – озерный голянь	?	?	?	■	?
11	<i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus) – обыкновенный голянь	?	?	●	●	●
12	<i>Rutilus rutilus rutilus</i> (Linnaeus) – обыкновенная плотва	■	■	■	■	■
Семейство <i>Balitoridae</i> – Балиториевые						
13	<i>Barbatula toni</i> (Dybowski) – сибирский голец-усач	?	?	?	Δ	?
Семейство <i>Cobitidae</i> – Вьюновые						
14	<i>Cobitis melanoleuca</i> Nichols – сибирская щиповка	?	□	?	□	■
Семейство <i>Esocidae</i> – Щуковые						
15	<i>Esox lucium</i> Linnaeus – обыкновенная щука	■	■	■	■	■
Семейство <i>Coregonidae</i> – Сиговые						
16	<i>Coregonus albula</i> (Linnaeus) – европейская ряпушка	?	?	●	●	?
17	<i>Coregonus sardinella</i> Valenciennes – сибирская ряпушка	?	?	●	●	●
18	<i>Coregonus autumnalis</i> (Pallas) – омуль	○	○	○	○	?
19	<i>Coregonus lavaretus pidschian</i> (Gmelin) – ледовитоморский сиг, сиг-пыжьян	●	●	●	●	●

1	2	3	4	5	6	7
20	<i>Coregonus muksun</i> (Pallas) – муксун	○	△	○	●	□
21	<i>Coregonus nasus</i> (Pallas) – чир	●	□	□	●	□
22	<i>Coregonus peled</i> (Gmelin) – пелядь	□	□	●	●	□
23	<i>Coregonus tugun</i> (Pallas) – тугун	●	●	□	●	□
24	<i>Prosopium cylindraceum</i> (Pallas) – валек	?	●	●	●	□
25	<i>Stenodus leucichthys nelma</i> (Pallas) – нельма	?	?	○	△	?
Семейство <i>Thymallidae</i> – Харнусовые						
26	<i>Thymallus arcticus baicalensis</i> Dybowski – черный байкальский харнус	●	●	●	?	○
27	<i>Thymallus arcticus mertensii</i> Valenciennes – камчатский харнус	?	●	●	●	●
Семейство <i>Salmonidae</i> – Лососевые						
28	<i>Brachymystax lenok</i> (Pallas) – ленок	?	△	□	○	□
29	<i>Hucho taimen</i> (Pallas) – таймень	△	△	△	△	△
30	<i>Salvelinus alpinus</i> (Linnaeus) – арктический голец	●	●	●	●	●
31	<i>Salvelinus boganidae</i> (Berg) – боганидская паalia	?	?	?	?	□
32	<i>Salvelinus drjagini</i> Logashev – голец Дрягина	?	?	?	□	?
33	<i>Salvelinus taimyricus</i> Michin – таймырский голец	?	?	●	●	?
34	<i>Salvelinus tolmachoffi</i> (Berg) – есейская паalia	?	?	?	?	□
Семейство <i>Lotidae</i> – Налимовые						
35	<i>Lota lota leptura</i> Hubbs et Schultz – тонкохвостый налим	●	●	●	●	●
Семейство <i>Gasterosteidae</i> – Коллошковые						
36	<i>Pungitius pungitius</i> Linnaeus – девятиглая колюшка	?	□	□	□	□
Семейство <i>Percidae</i> – Окуневые						
37	<i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus – окунь	□	□	□	□	□
38	<i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus) – ерш	□	?	△	△	□
Семейство <i>Cottidae</i> – Керчаковые						
39	<i>Cottus gobio</i> Linnaeus – обыкновенный подкаменщик	○	○	○	□	○
40	<i>Cottus poecilopus</i> Heckel – пестроногий подкаменщик	?	?	?	△	□
41	<i>Cottus sibiricus</i> Kessler – сибирский подкаменщик	?	△	?	△	?
42	<i>Paracottus kneri</i> (Dybowski) – каменная широколобка	□	?	□	?	?
43	<i>Trigloopsis quadricornis</i> (Linnaeus) – четырехрогий бычок, или ротатка	?	?	●	●	□

Примечание При составлении таблицы 1 использованы данные из работ Л.С. Берга (1926, 1948), Н.А. Остроумова (1937), М.В. Логашева (1940), Ф.И. Белых (1940), А.В. Подлесного (1947), Ф.В. Лукьянчикова (1967), Г.Н. Сиделева (1981), В.А. Попова (1980, 1983), К.А. Савваитовой и др. (1994), А.А. Кукулина (1996), Д.С. Павлова и др. (1999) и собственные материалы автора

Обозначения Бассейны рек **НТ** – Нижняя Тунгуска (бассейны рек Виви, Северная), **К** – Курейка, **Хн** – Хангайка, **П** – Пясины (Норило-Пясинские озера), **Хт** – Хатанга (бассейны рек Хета, Котуй),

- – вид (подвид) обычен и часто многочислен,
- – вид (подвид) встречается спорадически, локально,
- △ – вид (подвид) редок,
- – вид (подвид) указывался, но его присутствие или распространение нуждается в проверке,
- ? – вид (подвид) не указывался, но присутствие возможно,
- – вид (подвид) отсутствует

При этом можно заметить, что по мере увеличения степени изолированности озерных группировок (озера Кета, Маковское, Виви, Баунт) от проходных ряпушек, среднее число позвонков у них становилось меньше. В то же время речные популяции таймырских ряпушек можно характеризовать по этому признаку как типичные сибирские. Одновременно оказалось, что озерные ряпушки из водоемов южного Таймыра отличаются от полупроходных не только меньшим числом позвонков, но и заметно меньшим числом чешуи в боковой линии (табл. 2).

Таблица 2. Основные меристические признаки ряпушек из некоторых бассейнов рек Таймырского полуострова и Нижней Тунгуски

Водоем, форма	L.L		Sp. br.		Vert.		n	Источник
	Lim	\bar{x}	Lim	\bar{x}	Lim	\bar{x}		
Бассейн р. Пясины								
Пясинский залив*	81–90(95) [14]	86,21	43–50 [16]	47,13	59–64 [19]	61,63		Наши данные
Исток р. Пясины	77–111	87,3	37–57	45,1	–	–	54	Максимов и др., 1995
Оз Лама*	76–88 [38]	81,30	45–55 [15]	47,9	58–63 [53]	58,96		Наши данные
Оз Глубокое	–	80,95	–	45,58	–	–	93	Ольшан- ская, 1967
Оз Собачье	–	79,87	–	48,08		–	52	Ольшан- ская, 1967
Оз. К е т а	70–88	78,70	-	–	56–60	57,73	44	Наши данные
Бассейн р. Хантайки								
Хантайское вохр	78–95(99)	87,63	44–54	51,06	59–64	61,27	70	Наши данные
Оз. Хантайское	70–87	79,90	41–51	47,17	56–62	58,58	29	Наши данные
Бассейн р. Хатанги								
Р. Хатанга хетская	72–96	85,92	38–50	44,35	58–65	63	220	Лукьянчи- ков, 1967
Оз. Томмот*	67–88 [85]	77,89	41–51 [53]	44,35	56–60 [53]	58,23		Романов, 2000

Примечание. Жирным выделены характеристики типичной сибирской ряпушки

* – точный объем материала приведен в квадратных скобках

Зоны совместного обитания озерных и полупроходных ряпушек были обнаружены нами в бассейнах рек Пясины, Хантайки и Хатанги. Причем, в отдельные периоды, обычно осенью, эти ряпушки встречаются вместе, но, скорее всего, имеют разные места и сроки размножения. В случае симпатрии относительно малопозвонковых и многопозвонковых форм в сибирском регионе малопозвонковые ряпушки в среднем имеют на 5–8 чешуй меньше, чем многопозвонковые. Эта особенность была отмечена для *туруханской* и *карской* форм в бассейне р. Енисей (Устюгов, 1972).

Берг (1948), дифференцировал европейскую и сибирскую ряпушек, на основе относительной величины антедорсального расстояния (aD): у европейской ряпушки оно более 42 % длины по Смитту, у сибирской в среднем меньше. Соответственно у европейской ряпушки вентроанальное расстояние (VA) в среднем менее 62 % антедорсального, а у сибирской соответственно больше. В последствии относительно первого диагностического признака появилось немало возражений (Березовский, 1924; Решетников, 1980 и др.), в то время как второй вполне успешно «работал» для европейских ряпушек из водоемов Латвии, Белоруссии, Польши (Решетников, 1980).

Рассматриваемые нами озерные таймырские ряпушки, по величине антедорсального и вентроанального расстояний соответствуют диагнозу европейской ряпушки (табл. 3). Однако в этой таблице следует отметить изменчивость данных характеристик, у ряпушек Хантайского водохранилища в процессе его формирования. Таким образом, согласно нашим данным, ареал европейской ряпушки – *Coregonus albula* простирается и на азиатскую часть, включая нижнюю часть бассейна Енисея, некоторые озера Норило-Пясинской системы, бассейна р. Хатанги, а также и озеро Таймырское, где, учитывая его открытость для полупроходных рыб, возможно присутствие обих видов ряпушек.

Таблица 3. Значения антедорсального и вентроанального расстояний у разных популяции ряпушек в водоемах Таймыра

Водоем, год	Sm, мм	aD		VA (в % от aD)		n
		Lim	\bar{x}	Lim	\bar{x}	
Пясинский залив	245,1	37,5-41,5	39,53	63,7-74,8	68,66	20
Оз. Томмот	167,0	41,0-45,2	42,97	51,6-64,7	58,39	49
Оз. Лама	243,5	39,5-45,0	42,51	51,0-66,1	59,25	30
Оз. Таймырское	233,9	40,1-47,3	43,12	50,4-65,3	58,39	54
Оз. Хантайское	205,7	41,5-46,0	43,69	47,6-60,6	53,88	32
<i>Хантайское водохранилище</i>						
1977	223,1	40,4-46,6	42,78	54,1-64,9	59,31	42
1980	219,1	40,6-46,6	43,19	45,5-63,8	57,27	42
1982	220,3	41,4-45,0	43,46	50,5-62,2	56,78	42
1984	219,1	40,7-49,3	43,95	49,5-62,3	56,33	42
1986	217,6	41,7-48,9	43,95	47,4-64,8	56,19	40
1988	218,8	40,0-45,7	43,43	49,5-68,3	57,86	39
1991	219,2	41,5-46,8	44,15	51,1-61,0	55,68	41

На обширном пространстве Таймырского полуострова малопозвонковая европейская ряпушка распространена довольно мозаично, как правило, встречаясь в от-

носителем глубоких озерах, тогда как полупроходные ряпушки, относятся к типичной сибирской ряпушке – *Coregonus sardinella*.

Интересные результаты были получены нами при исследовании основных метрических признаков муксуна оз. Лама. Все отловленные в центральной и восточной частях озера рыбы (15 экз.) имели число жаберных тычинок заметно меньше (табл. 4), чем ранее указывалось для данного водоема (Белых, 1940). Пределы варьирования этого признака у муксуна из озера Лама составили от 37 до 49 тычинок. Сравнивая озерные формы муксуна озера Лама и Таймырского, вообще можно отметить наличие хиатуса (Романов, 1999), поскольку самое наименьшее значение этого признака у муксунов из оз. Таймырского составило 53. Различие по средним значительно превысило уровень подвидового уровня ($CD = 3,04$).

Таблица 4 Пределы колебаний и средние значения числа чешуй в боковой линии (Ll) и жаберных тычинок (Sp.br) у муксуна из водоемов Таймыра

Водоем, форма	Ll		Sp. br.		n	Источник
	Lim	\bar{x}	Lim	\bar{x}		
<i>Р. Пясина, типичный</i>	88-107	93,5	44-65	56,4	28	Остроумов, 1937
<i>Р. Пясина, озерный</i>	82-98	92,0	45-72	59,5	28	Остроумов, 1937
<i>Оз. Мелкое</i>	83-100	91,7	45-78	64,4	47	Логашев, 1940
<i>Оз. Л а м а</i>	86-99	92,0	41-73	59,5	?	Белых, 1940
<i>Оз. Л а м а</i>	84-96	89,2	37-49	43,0	15	Романов, 1999
<i>Р. Хатанга</i>	78-104	90,0	36-72	55,0	187	Лукьянчиков, 1962, 1967
<i>Оз. Таймырское</i>	82-94	87,6	(53) 56-75	63,9	55	Романов, 1999

Что касается пластических признаков, то наиболее существенные различия были обнаружены в пропорциях головы. Голова муксуна из озера Таймырского (исследовано 50 экз.) достоверно массивнее и относительно крупнее, чем у ламского: толщина головы в % относительно длины по Смитту превышает подвидовой уровень ($CD = 1,37$). Подобные малотычинковые муксуны ранее были найдены только в дельте Лены и в р Оленёк (Александрова, Кузнецов, 1968, 1970; Кириллов, 1972; Дормидонтов, 1974). Для водоемов Таймыра они обнаружены нами впервые (Романов, 1999).

Среди хариусовых рыб (Thymallidae) наиболее сложна и дискуссионна структура сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas), который в пределах своего ареала, простирающегося от бассейнов рек Печоры (Кожим), Кары до Чукотки и Северной Америки представлен, по мнению ряда авторов (Атлас пресноводных рыб России, 2002) восемью подвидами. Наиболее обширные ареалы имеют такие подвида, как западно-сибирский – *Th. arcticus arcticus* (Pallas), восточно-сибирский – *Th. arcticus pallasii* Val. и амурский – *Th. arcticus grubii* Dybowski хариусы.

Остальные подвида имеют небольшие ареалы, и населяют сравнительно ограниченные участки территории России [камчатский – *Th. arcticus mertensii* Valenciennes и аляскинский – *Th. arcticus signifer* (Richardson)], либо являются эндемиками

некоторых крупных озер Азии. К таким относятся черный и белый хариусы оз. Байкал – *Th. arcticus baicalensis* Dybowski, *Th. arcticus brevipinnis* Svetovidov и хубсугульский (косоогольский, оз. Хубсугул) хариус – *Th. arcticus nigrescens* Dorogostaisky.

Следует отметить, что отношение к этим подвидам сибирского хариуса не однозначно. Ряд форм в разное время признавались или признаются самостоятельными видами (Берг, 1932, 1948; Световидов, 1936; Скурихина, 1984; Скурихина и др. 1985; Тутарина, 2001; Dybowski, 1869; Pivnicka, Hensel, 1978 и др.). Последние данные свидетельствуют о достаточно сложной внутривидовой структуре амурских и ленских хариусов (Антонов, 1995, 1997, 2004, Книжин и др. 2004а, 2004б и др.). Собственно подвидам (видам) хариусов в пределах азиатского континента было описано существенно больше, чем это считается в отдельных публикациях. Только в бассейне р. Енисея, включая оз. Байкал и р. Селенгу было описано или предлагалось в качестве таковых 8 подвигов (видов) семейства *Thymallidae*: западно-сибирский, восточно-сибирский, зубастый сибирский, саянский озерный, ангарский, косоогольский, черный и белый байкальские хариусы (см. Романов, 2001).

В настоящее время наименее изученной представляется структуры номинального подвида *Th. arcticus arcticus* (Pallas) – западно-сибирского хариуса, занимающего обширный ареал, включающий бассейны рек Печора, Кара, Обь, Енисей, внутренние водосмы северо-западной Монголии, р. Селенгу (Световидов, 1936; Зиновьев, 1979, 1988; Рыбы МНР, 1983 и др.).

В бассейне р. Хантайки нами были найдены участки совместного обитания хариусов, которых первоначально можно было диагностировать как западно-сибирский (близкий к байкальским) и восточно-сибирский хариусы (Романов, 1988, 1990, 2002). Эти хариусы отличаются по форме, числу и размерам пятен на спинном плавнике, характерному рисунку брюшных плавников, степени выраженности и числу пигментных пятен на боках тела (Романов, 2002).

Различия между ними и по меристическим признакам весьма значительны, особенно, в числе чешуй в боковой линии, неветвистых лучей и общем числе лучей в спинном плавнике (табл. 5). Исследование пластических признаков показало, что у обоих хариусов достаточно сильно выражен половой диморфизм. При этом в наибольшей степени различаются самцы и самки «восточно-сибирского» хариуса (табл. 6), из 39 исследованных пластических признаков (29 индексов тела и головы) вычислялись относительно длины по Смитту и 10 – относительно длины головы), достоверные различия выявлены по 38. Однако наиболее сильные отличия, превышающие подвиговую уровень ($CD=1,43$), отмечено в высоте анального плавника, который больше у самок. Половые отличия у «западно-сибирского» хариуса менее выражены: достоверные различия только по 16 признакам. Как и у «восточно-сибирского», так и у «западно-сибирского» хариуса однополосные самцы крупнее самок.

В связи с отмеченным выше, сравнительный морфологический анализ осуществлялся нами отдельно для самцов и для самок. Наиболее отличаются между собой самки этих хариусов. Достоверные отличия у них обнаружены по 31 признаку из 39 сравниваемых. В двух случаях отмечено превышение уровня подвиговой различия по длине спинного плавника ($CD - 1,41$) и его наибольшей высоте ($CD - 1,80$).

Между группировками хариусов верхних (Куломбинские озера, «восточно-сибирский») и нижних (Орокта и устье р. Куломбе; «западно-сибирский») участков р. Куломбе, обнаружены достоверные различия и в степени ветвления последних (с первого по пятый от конца плавника) лучей спинного плавника (Романов, 2002).

У «западно-сибирского» хариуса нами обнаружены относительно простые формы ветвления последнего луча Доминирующим (64,6 %) у него является самый простой (на рисунке 1 – *a*) тип строения луча. Остальные варианты строения (*c* и *d*), составляющие вместе с *a* 93,8 % встречаемости, также образуют группу самых простых по строению лучей. У «восточно-сибирского» хариуса, наоборот, наиболее часто встречались типы строения – *k* (26,7 %) и *f* (53,3 %).

Таблица 5 Некоторые меристические признаки хариусов оз. Кутарамакан

Признаки	западно-сибирский				Различие		восточно-сибирский			
	Lim	\bar{x}	$\pm m$	n	t	CD	Lim	\bar{x}	$\pm m$	n
<i>Основные меристические признаки</i>										
Неветвистых в D	7 – 9	8,00	0,09	73	<u>16,2</u>	1,34	9 – 12	10,11	0,10	71
Ветвистых в D	11–15	13,67	0,10	73	–	–	11–16	13,87	0,11	71
Всего лучей в D	20–24	21,67	0,08	73	<u>18,8</u>	1,58	22–26	23,99	0,09	71
Ветвистых в P	13–16	14,58	0,16	19	–	–	14–15	14,69	0,13	13
Ветвистых в V	8–10	9,47	0,16	19	2,24	–	9–10	9,08	0,12	13
Ветвистых в A	8–10	9,42	0,07	36	<u>3,85</u>		8–10	9,00	0,08	59
Чешуй в L I	85–114	99,64	0,67	77	<u>21,6</u>	1,79	74–94	82,18	0,46	71
Прободенных чешуй в L I	85–112	99,11	0,70	71	<u>22,9</u>	1,96	69–93	79,43	0,50	69
Непрободенных чешуй в L I	0 – 4	0,55	0,11	71	<u>12,5</u>	1,07	0 – 8	2,74	0,14	69
Тычинок на первой жаберной дуге	15–20	18,00	0,16	43	2,97	–	16–21	18,68	0,16	59
<i>Число пятен на спинном плавнике (лучи нумеровались от конца плавника)</i>										
Между 1–2 лучами	3 – 8	4,35	0,25	20	<u>5,20</u>	0,99	4–13	8,13	0,69	15
Между 2–3 лучами	4 – 7	5,10	0,23	20	<u>4,50</u>	–	3–12	8,00	0,60	15
Всего	18–51	28,4	1,89	19	<u>8,50</u>	1,78	47–175	97,5	7,88	15
<i>Число пигментных пятен на теле рыб</i>										
На левом боку тела	0–73	25,14	2,47	64	<u>9,59</u>	1,12	0–4	1,27	0,35	22

Примечание Здесь и далее приведены только значимые показатели *t* – критерия Стьюдента, при этом не выделены жирным шрифтом оценки различия, не превышающие уровень значимости 0,05, а жирным и жирным подчеркнутым выделены значения, соответствующие уровням значимости 0,01 и 0,001

Таблица 6 Матрица дивергенций самцов и самок хариусов по пластическим признакам тела (использованы 39 признаков)

Хариус, пол		«Западно-сибирский»	«Восточно-сибирский»	
		самки	самцы	самки
«Западно-сибирский»	самцы	16,6	69,3	–
	самки	–	–	66,3
«Восточно-сибирский»	самки	–	35,2	–

Целый ряд обстоятельств свидетельствует о том, что в бассейне р. Хантайки происходила двукратная инвазия представителей семейства Thymallidae. Первоначально сюда проник «восточно-сибирский», а позже «западно-сибирский» хариусы. При этом создается впечатление, что в бассейне оз. Хантайского наблюдается, если так можно сказать, «оккупация» со стороны «западно-сибирского» хариуса. Этот хариус встречается везде, в большинстве рек, впадающих в озеро Хантайское и в нем самом. Он – единственный представитель семейства в оз. Хакапча (285 м над уровнем мирового океана), в то время как в относительно рядом расположенных Куломбинских озерах, откуда берет начало р. Куломбе, присутствует только «восточно-сибирский» хариус. Водопады и пороги этой реки не позволили проникнуть сюда «западно-сибирскому» хариусу.

В бассейне Хантайского озера «восточно-сибирский» хариус сохранился в многочисленных притоках, и только там, где существуют естественные препятствия в виде больших порогов или водопадов, и фактически он представлен изолированными популяциями. Выше этих преград присутствует только «восточно-сибирский хариус», а ниже их лишь на коротких участках рек можно встретить обе формы. Единственным исключением является акватория оз. Кутарамакан. Здесь нами встречены оба хариуса, при этом, в западной части акватории озера численно преобладает «западно-сибирский», а в восточной – уже другой. В крупных притоках озера, например, в реках Ирkinда, Кутарамакан, выше водопадов, встречается только «восточно-сибирский» хариус. Сам факт нахождения нами в бассейне р. Хантайки и существования здесь двух *формальных*, но столь явно отличных «подвидов» уже ставит под сомнение их подвидовой таксономический статус. Совершенно уникальны взаимоотношения этих рыб, в результате которых наблюдается *вытеснение* «западно-сибирским» хариусом «восточно-сибирского».

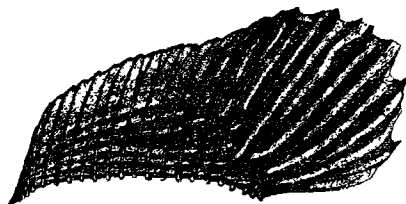
Первая полная сводка, где систематика подвидов сибирского хариуса была представлена с описанием основных морфологических признаков, была подготовлена А.Н. Световидовым (1936). Морфологические характеристики восточно-сибирского хариуса, как и западно-сибирского основаны на сборном и относительно небольшом материале из обширного региона бассейнов Оби, Енисея, Лены, Колымы и других рек, используемый автором для составления диагнозов.

Проведенный нами анализ особенностей строения спинного плавника «восточно-сибирского» хариуса, населяющего водоемы бассейна Хантайки и другие реки Таймырского полуострова, не позволяет однозначно отнести его, к собственно *Th. arcticus pallasii* в понимании других авторов (Световидов, 1936; Атлас пресноводных рыб ..., 2002). Дело в том, что у типичного «колымского» хариуса, а именно по типовым экземплярам из р. Колымы был описан восточно-сибирский хариус, совершенно другой рисунок спинного плавника (рис. 3).

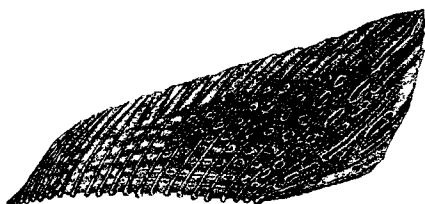
Если рассмотреть основные меристические признаки хариусов из водоемов Таймыра и Северо-Востока России (табл. 7), то можно заметить, что водоемах Северо-Востока восточно-сибирский (колымский; *Th. arcticus pallasii*) хариус имеет несколько большее число чешуй в боковой линии (у камчатского – *Th. arcticus mertensii* наименьшие показатели). У него же больше общее число лучей в спинном плавнике. Однако, все эти сравнения правомочны только на уровне средних величин. Пределы варьирования всех признаков либо значительно перекрываются, либо практически совпадают (например, лучи спинного плавника или число жаберных тычинок). Наиболее значительным отличием всех этих хариусов от многих других хариу-

сов Евразии является большее число неветвистых (в среднем от 9,1 до 12,1; чаще более 10) и общее число лучей в спинном плавнике (22,1–25,6; чаще более 23).

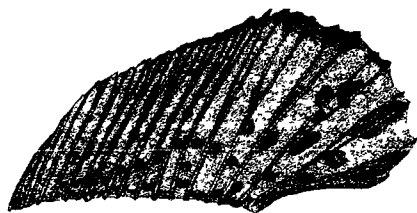
Заметно отличаются от них лишь «западно-сибирские» хариусы из Хантайской гидросистемы (табл. 7). У этих хариусов существенно меньше неветвистых и общее число лучей в спинном плавнике, кроме того, у них больше чешуй в боковой линии. Вообще они самые многочиселуные (мелкочешуные) хариусы в водоемах Субарктики. При этом изменчивость основных счетных признаков внутри форм и подвидов. часто на обширных территориях и разных бассейнах рек, демонстрирует удивительную стабильность, и она, скорее, связана с погрешностями, которые допускают морфологи при исследовании этих признаков.



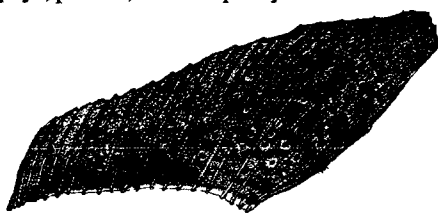
Th. arcticus pallasii – восточно-сибирский (колымский) хариус, р. Яма



Th. arcticus mertensii – камчатский хариус, р. Кава, бассейн р. Тауй



Спинной плавник хариуса из р. Орокта, бассейн р. Хантайки (западно-сибирский)



Спинной плавник хариуса из р. Гогоченды, бассейн р. Хантайки

Рис. 3. Характерные особенности рисунка спинных плавников у самцов восточно-сибирского, камчатского хариусов и хариусов из бассейна р. Хантайки

На основе диагностических характеристик, разработанных для определения хариусов Северо-Востока России (Черешнев и др., 2001). хариусы водоемов Таймыра и плато Путорана должна быть отнесена к камчатскому хариусу (фенотипы плавников *mertensii* и, реже, *signifler*). Нами принимается во внимание, прежде всего, значения некоторых меристических признаков, такие как число чешуй в боковой линии, число неветвистых и, особенно, общее число лучей в спинном плавнике. По этим признакам таймырские хариусы находятся все-таки ближе к камчатскому подвиду, нежели к восточно-сибирскому (колымскому) хариусу (табл. 7). Таким образом, хариусов, населяющих водоемы Таймырского полуострова, Нижней Лены, других рек этого региона и ранее считавшихся восточно-сибирским хариусом – *Th. arcticus pallasii*, с нашей точки зрения, будет правильнее относить к камчатскому хариусу – *Th. arcticus mertensii* (Романов, 2004).

В то же время по своим основным морфологическим признакам «западно-сибирский» хариус, обитающий в водоемах Хантайской гидросистемы, наиболее близок к байкальским (Романов, 1988, 1990), особенно к черному байкальскому хариусу. В пользу этого свидетельствует его *многочешуйность*, сходные значения дру-

гих меристических признаков, близкие по рисунку спинные плавники. К настоящему времени опубликовано достаточно много статей, где приведены морфологические признаки сибирского хариуса из разных территорий. Анализ этих данных и собственные материалы позволяют относительно полно рассмотреть некоторые морфологические особенности хариусов в разных участках ареала. Исследование комплекса этих признаков хариусовых рыб Сибири и сопредельных территорий дало основание построить схему ареалов близких по этим показателям рыб (рис. 3). Основными объединяющими элементами являлись меристические признаки (особенно число чешуй в боковой линии и формула D) и характерный рисунок спинного плавника

Таблица 7 Географическая изменчивость счетных признаков сибирского хариуса из разных районов ареала на Таймырском полуострове и Северо-Востоке России

Район исследования, автор	Подвид хариуса	Признаки					Выборки / число рыб
		$L.L$	D всего	D неветв.	D ветв.	$Sp.br.$	
Арктическое побережье (Черешнев, 1994)	<i>pallasii</i>	77 – 102	20 – 28	9 – 16	11 – 17	15 – 23	9 / 300
		87,4 – 91,0	24,3 – 25,6	9,8 – 12,1	12,9 – 15,2	18,3 – 20,8	
	<i>signifer</i>	77 – 98	20 – 28	8 – 13	10 – 15	17 – 23	2 / 101
		85,5 – 90,4	22,5 – 23,5	9,8 – 10,1	12,4 – 13,2	18,6 – 19,3	
Берингово-морское побережье (Черешнев, 1994)	<i>pallasii</i>	82 – 103	22 – 26	9 – 13	11 – 16	16 – 23	2 / 52
		89,4 – 90,6	24,6 – 25,0	10,6 – 11,6	13,4 – 13,9	18,8 – 19,5	
	<i>mertensii</i>	72 – 90	19 – 26	7 – 14	10 – 15	14 – 22	12 / 386
		77,0 – 83,5	22,1 – 24,6	9,1 – 11,5	12,4 – 13,6	16,8 – 18,5	
	<i>signifer</i>	77 – 96	21 – 25	9 – 12	11 – 15	17 – 24	2 / 51
		86,7 – 86,9	22,9 – 23,1	10,0 – 10,4	12,3 – 13,2	18,8 – 21,2	
Охотоморское побережье (Черешнев, 1994)	<i>pallasii</i>	76 – 97	21 – 27	9 – 14	11 – 16	16 – 22	6 / 190
		86,6 – 90,4	24,7 – 25,6	10,5 – 11,8	12,9 – 14,5	18,8 – 20,2	
	<i>mertensii</i>	70 – 94	21 – 27	8 – 14	10 – 16	15 – 23	9 / 316
		79,7 – 84,7	23,1 – 24,8	10,2 – 11,5	12,5 – 14,0	18,7 – 19,2	
Таймырский полуостров * (наши данные)	<i>pallasii</i>	76 – 96	21 – 26	8 – 13	11 – 16	16 – 23	5 /
		83,6 – 87,1	22,9 – 24,0	9,8 – 10,2	12,9 – 13,8	17,8 – 20,2	
		401	270	270	270	336	270-401
Хантайская гидросистема (наши данные)	<i>pallasii</i> (?)	74 – 97	21 – 26	8 – 12	10 – 16	16 – 23	5 /
		82,1 – 88,9	22,6 – 24,0	9,1 – 10,3	12,5 – 14,0	18,5 – 19,9	
	<i>arcticus</i> (?)	289	295	295	295	207	12 /
		91 – 123	19 – 24	5 – 10	11 – 17	15 – 21	
		99,6 – 104,9	20,8 – 21,9	7,1 – 8,2	13,3 – 14,2	16,9 – 18,3	
		563	559	559	559	478	

Примечание. Без Хантайской гидросистемы, приведены материалы по озерам Кета, Аян, Томмот (басс р Хананги), Таймырскому и реке Верхней Таймыре (не менее 40 экз в выборке). Нижние строки для водоемов Таймыра и Хантайской гидросистемы характеризуют объем исследованного материала

Самая сложная ситуация наблюдается в бассейне Енисея, хариусовая фауна которого формируется как сборная из элементов верхнеенисейской (относительно малочешуйный южно-сибирский хариус) и байкальской фауны. По нашим данным (Романов, 2005) хариусы верхних притоков Лены – рек Олёкмы и Алдана (р Селигдар) – по особенностям строения спинного плавника, его характерному рисунку очень напоминают верхне- и нижнеамурского хариусов. Тогда как в некоторых притоках нижней Лены местный хариус, по строению (рисунку) спинного плавника не имеет ничего общего с восточно-сибирским (колымским) хариусом, но аналогичен фоновому таймырскому хариусу, которого мы считаем как камчатского хариуса.

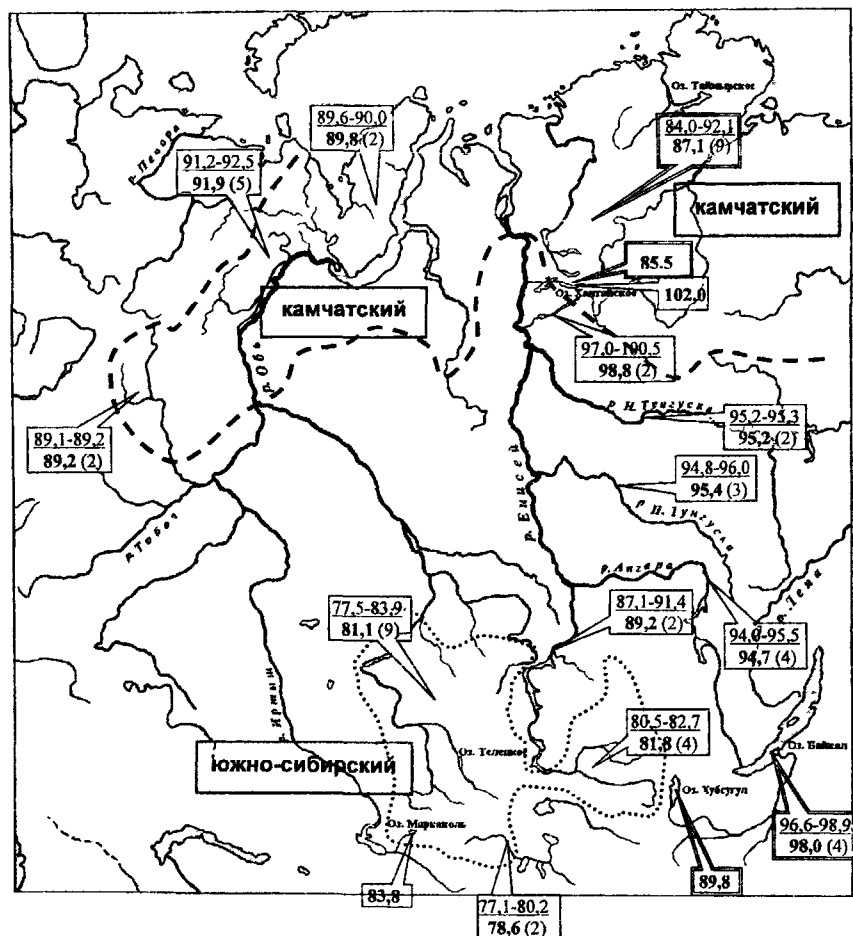


Рис. 4. Число чешуй в боковой линии у сибирского хариуса – *Thymallus arcticus* в водоемах Западной и Средней Сибири

Примечание. В числителе приведены минимальные и максимальные средние для выборки; в знаменателе – условно средние величины. В скобках указано число использованных источников, включая собственные материалы. Двойной рамкой обведены данные по другим подвидам сибирского хариуса: оз. Хубсугул – хубсугульский; оз. Байкал – черный и белый байкальские; водоемы Таймыра – восточно-сибирский (камчатский?).

Гольцы (р. *Salvelinus*) характерные элементы ихтиофауны водоемов арктической области. В озерах юга Таймыра и близлежащих водоемах в разное время были описаны три вида новых для науки гольцов: ессейская палия – *S. tolmachoffi* Berg, боганидская палия – *S. boganidae* Berg и голец Дрягина – *S. drjagini* Logashev. В оз. Таймырском был найден еще один вид – таймырский голец (*S. taimyricus* Michin). Кроме этого, в некоторых Норило-Пясинских озерах были отмечены новые формы гольцов: глубоководный («пучеглазка»), «черная палия», «горный». По мнению выделявших эти формы исследователей (Савванитова и др., 1977, 1980, Максимов и др., 1995), они достоверно отличались от известных таймырских эндемиков и формально в той или иной степени заслуживали таксономического статуса.

Однако таксономия гольцов из водоемов Таймыра до настоящего времени разработана явно неудовлетворительно, и вполне обосновано критикуется (Савванитова и др., 1980; Савванитова, 1989, Павлов и др., 1999 и др.) Популяционная структура гольцовой фауны больших озер плато Путорана оказалась довольно сложной. Здесь определяли до трех и даже более форм этих полиморфных рыб (Сиделев, 1975, 1976; Савванитова и др., 1977, 1980, Романов, 1983, 1996, 2003; Павлов и др., 1994; Павлов, 1997 и др.) Поскольку завершенность видообразовательных процессов, ввиду низкого уровня генетической дивергенции исследованных группировок, казалась сомнительной (Савванитова и др., 1980; Савванитова, 1989; Павлов и др., 1999 и др.) было предложено рассматривать их в рамках надвидовой категории *S. alpinus* complex, не присваивая им видового статуса, хотя формально некоторые этого заслуживали (Максимов и др., 1995).

Наши исследования морфологии гольцов из озер Хантайское, Кета, Лама и Таймырское также выявили наличие симпатричных группировок. Так в оз. Хантайском, гольцы представлены тремя массовыми формами, которые получили условные названия как «тыптушка», «длиннотычиночный» и «короткотычиночный» гольцы (Романов, 1983). Кроме них, были обнаружены и несколько форм гольцов, обитающих, как в системе оз. Хантайское, так и в придаточных водоемах – озерах Кутармакан и Хакапча. Однако совокупности группировок, абсолютно идентичных хантайским, в других озерах встречено не было.

В то же время везде во всех озерах был отмечен голец, подобный хантайскому короткотычиночному, занимающий нишу хищника. В озерах Лама и Таймырское были обнаружены гольцы морфологически схожие с «тыптушками», основным объектом питания которых также были мизиды. На оз. Лама это была глубоководная «пучеглазка», а на Таймырском озере – таймырский голец (*S. taimyricus* Michin). Данное обстоятельство дало основание нам считать, что ареал последнего вида не ограничивается Таймырским озером. Дендрограмма сходства гольцов из некоторых крупных озер Таймыра представлена на рис. 5.

Помимо морфологических различий, выявлена дифференциация таймырского гольца (в состав которого мы включаем формы «тыптушка» и «пучеглазка») от остальных форм по остеологическим признакам. Данные обстоятельства дают основание считать, что кроме независимого формообразования в крупных озерах южного Таймыра прослеживаются и общие элементы гольцовой фауны.

ОСОБЕННОСТИ ФАУНЫ ЛОСОСЕВИДНЫХ РЫБ В УСЛОВИЯХ СЛОЖНОЙ ГИДРОСИСТЕМЫ БАССЕЙНА РЕКИ ХАНТАЙКИ

Гидрологические особенности водоемов бассейна Хантайки во многом определяют распространение и видовой состав рыб. Трудно найти в Сибири аналогичную

гидросистему, где так же компактно были бы сосредоточены существенно отличающиеся по целому ряду характеристик столь разнотипные водосмы. Появление в бассейне р. Хантайки водохранилища с его своеобразной ихтиофауной и динамикой развития ставит всю гидросистему в ряд наиболее интересных водоемов России.

Только магистральную часть реки, включая оз Хантайское, до ее впадения в Енисей можно условно разделить на пять участков, имеющих существенные различия в составе рыбной части населения. А ведь кроме самой реки и крупнейших озер магистрального русла в ее бассейне существуют довольно большие озера или целые группы, которые обладают своеобразием в качественном составе гидробионтов, включая и рыб

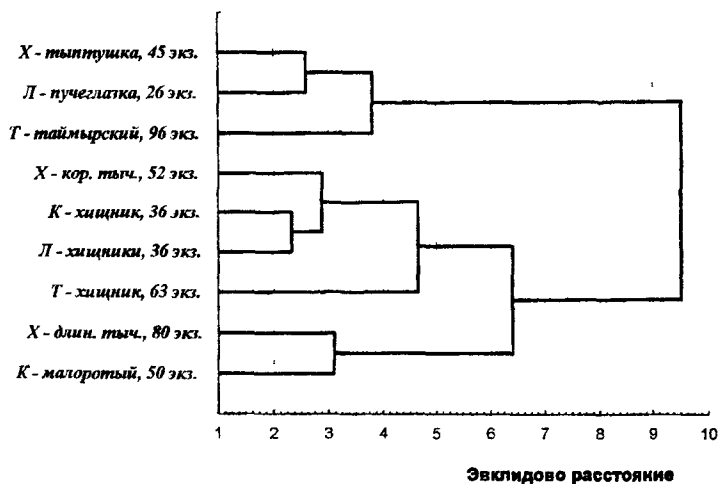


Рис 5 Дендрограмма сходства между симпатричными формами гольцов по пластическим признакам из некоторых водоемов Таймыра

Обозначения К – оз Кета, Л – оз Лама, Т – оз Таймырское, Х – оз Хантайское

Озеро Хантайское, как и прочие крупные и глубоководные озера Путорана, следует характеризовать как сегово-гольцовый водоем, где заметную роль в составе рыбной части населения играют и хариусы. Своеобразие гидрологического режима, низкие летние температуры воды и большие глубины, ранняя изоляция от бассейнов рек Пясины, Курейки и в известном смысле от Енисея (практически непроходимые пороги Хантайки) обусловили индивидуальные черты развития гидрофауны этого крупнейшего водоема плато Путорана. К этому участку следует отнести и другие крупные озера бассейна, входящие в состав водоемов плато Путорана (Кутарамакан, Хаканча, Кулюмбинские и Горбачинские озера). Появление в Хантайской гидросистеме водохранилища, находящегося в процессе формирования гидрофауны, во многом изменило и продолжает менять общий облик гидробиологического режима бассейна. В водохранилище, имеющем много общих черт с озерами, развитие ихтиофауны идет по пути создания лимнофильного комплекса рыб.

Ряпушки в бассейне Хантайки представлены относительно малопозвонковой (*C. albulus* – европейская) и многопозвонковой (*C. sardinella* – сибирская) формами. Первая найдена только в оз Хантайском. От населяющей водоемы Хантайской гид-

росистемы сибирской ряпушки, европейская отличается меньшим числом позвонков (в среднем 58,64) и более крупной чешуей (в среднем 80,26), легко спадающей с тела, достоверные различия получены и по другим изученным меристическим признакам (Романов, 2000; Фауна позвоночных животных ..., 2004).

Популяции пеляди из разных водоемов Хантайской гидросистемы обнаруживают морфологические отличия, в наибольшей степени выраженные по числу жаберных тычинок. Так, если пелядь из оз. Хантайского может быть отнесена к числу малотычинковых популяций, среди которых она даже займет по этому признаку крайнее нижнее положение (45–54, в среднем 50,6 жаберных тычинок; 37 экз.), то озерная пелядь из Хантайского водохранилища, наоборот, должна быть отнесена к многотычинковым популяциям (52–63, в среднем 58,4; 56 экз.), тогда как озерно-речная пелядь из водохранилища занимает промежуточное положение (в среднем 53,5 жаберных тычинок; 128 экз.).

Различия по пластическим признакам между озерно-речной и озерной формами пеляди из Хантайского водохранилища выражены достаточно сильно. Из 39 сравниваемых пластических признаков достоверные различия отмечены по 25. Положение озерно-речной формы пеляди на дендрограмме сходства (рис. 6) рядом с пелядью оз. Арбакли позволяет предполагать, что озерно-речная пелядь водохранилища ведет начало от пеляди этой системы озер. Тогда как пелядь оз. Хантайского по пластическим признакам существенно дивергировала не только от пеляди других водоемов бассейна р. Хантайки, но и от пеляди, взятой для морфологического анализа в озере бассейна р. Лукунской (басс. р. Хатанги).

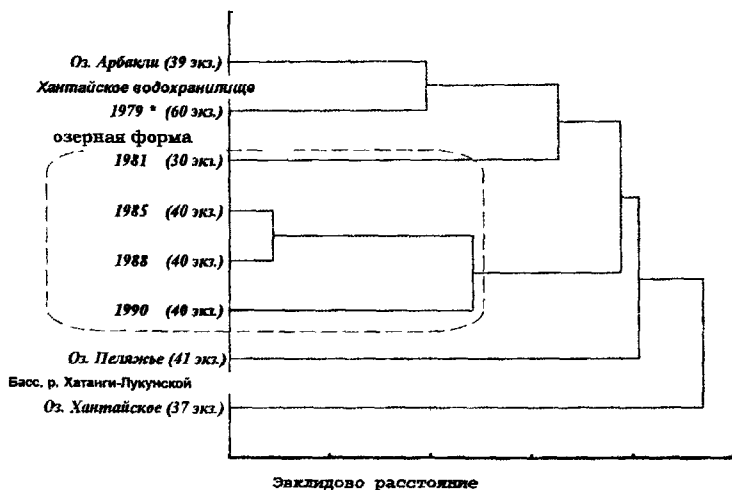


Рис 6 Дендрограмма сходства пеляди из разных участков Хантайской гидросистемы и в разные годы формирования водохранилища (по 23 пластическим признакам)

* за 1979 г. приведены морфологические признаки озерно-речной формы пеляди

В пределах Хантайской гидросистемы ледовитоморский сиг является одним из наиболее широко распространенных представителей семейства. Здесь он населяет самые разнообразные водоемы и представлен озерной и озерно-речной формами. Первая чаще встречается в оз. Хантайском и в других материковых озерах бассейна.

Озерно-речные сига населяют преимущественно озеровидные расширения р. Хантайки и Хантайское водохранилище.

Одним из наиболее важных меристических признаков в систематике сигов-бентофагов является число жаберных тычинок на первой жаберной дуге. По литературным данным, среднее значение их у сига из водоемов бассейна Енисея (включая оз. Байкал) и Таймырского полуострова варьирует от 18,3 до 29,0. Сига, имеющие в среднем 26–29 жаберных тычинок, приближаются к среднетычиночным формам и рядом исследователей описаны как самостоятельные виды или подвиды сига - *C. lavaretus*. В бассейне Хантайского озера наименьшее среднее число тычинок имели сига, отловленные в районе впадения р. Кутарамакан в оз. Хантайское (22,5), а наибольшее – в районе р. Красной (23,7), оз. Хаканча (23,8) и в восточной части озера Хантайского (23,5); самыми низкими показателями характеризуются сига Хантайского водохранилища (21,9). Различия между крайними средними значениями числа жаберных тычинок у озерных сига достоверны и могут свидетельствовать об определенной приуроченности стад к ограниченным участкам акватории озера и отсутствию сколько-нибудь значительных миграций.

Исследование морфологии и экологии вальков из оз. Хантайского и реки Хантайки дало основание относить населяющих эти водоемы рыб к разным экологическим группам: озерно-речной и речной (Романов, 1983). Речные вальки имеют более темную окраску тела, особенно со стороны спины, и достигают более крупных размеров, чем озерно-речные. Между двумя формами обнаружены достоверные различия по ряду морфологических признаков, прежде всего пластических.

Как отмечалось в предшествующей главе, среди хариусов в водоемах Хантайской гидросистемы доминирующее положение занимает черный байкальский хариус, представленный здесь речной и озерно-речной формами. Этот хариус составляет практически 100 % выловленных рыб в русловой части реки и в самом Хантайском озере. Он заселил все горные озера, в которых вытекающие реки не имели серьезных преград в виде непроходимых порогов или водопадов (сюда можно отнести, например, оз. Хаканча, находящееся выше отметки оз. Хантайского на 220 м), и все реки до естественных преград в виде водопадов и порогов. В то же время на участках рек, расположенных выше непроходимых физических преград, но характеризующихся достаточной водностью и наличием подходящих биотопов, обитает только камчатский хариус. Этот хариус обнаружен в бассейнах рек Наледная, Могады, Кутарамакан, Ирбо, Куломбе, Иркинда (приток оз. Кутарамакан).

Наиболее существенные различия между камчатским и черным байкальским хариусами наблюдаются по числу чешуй в боковой линии, числу неветвистых и общему количеству лучей в спинном плавнике. Интересно отметить, что среди камчатских хариусов из бассейнов р. Гогочонды и оз. Кутарамакан даже встречались особи, у которых число неветвистых лучей в спинном плавнике было не только равно числу ветвистых, но даже превышало его (например, XI-11, XII-12, XII-10, XII-11), более 12 неветвистых лучей в спинном плавнике у хариусов Хантайской гидросистемы встречено не было (табл. 8).

До наших исследований сведения о гольцах (род *Salvelinus*) из водоемов Хантайской гидросистемы были весьма ограничены (Берг, 1948; Подлесный, Лобовикова, 1953; Михалев, 1966; Саввантова, Смольянов, 1967). Большинство исследователей рассматривали хантайских гольцов в рамках одного вида – *S. drjagini* Logashev. Полученные нами данные позволяют считать, что гольцы оз. Хантайского представляют собой сложный комплекс экологических форм, ряд из которых можно рассмат-

ривать как самостоятельные виды. Здесь обнаружены как озерно-речные, так и озерные формы, различающиеся по остеологическим, морфологическим и экологическим показателям (Романов, 1983, 1998, 2001, 2002, 2003; Лукьянцев и др., 1999; Romanov, 1998, 2002 и др.)

Таблица 8 Число неветвистых лучей в спинном плавнике у байкальского и камчатского хариусов в различных водоемах Хантайской гидросистемы

Водоем	Число неветвистых лучей в D								Число рыб
	5	6	7	8	9	10	11	12	
Черный байкальский хариус									
оз. Кутарамакан	—	—	20	32	17	—	—	—	69
оз. Хаканча	—	1	22	31	4	2	—	—	60
оз. Хантайское									
р-он "Штаны"	—	12	41	18	5	—	—	—	76
устье Кутарамакана	1	8	40	37	5	1	—	—	92
р. Нижн. Гогочонда	—	1	15	16	3	1	—	—	36
устье р. Ирбо	—	—	18	13	5	—	—	—	36
р. Хантайка	—	2	8	30	5	—	—	—	45
р. Орокта	—	1	6	20	15	1	—	—	43
р. Кулюмбе	—	—	3	12	2	1	—	—	18
Итого	1	25	173	209	61	6	—	—	475
Камчатский хариус									
оз. Кутарамакан	—	—	—	—	17	32	19	3	71
р. Верхняя Гогочонда	—	—	—	—	16	62	16	—	94
оз. Харюзовое	—	—	—	—	6	21	10	3	40
Кулюмбинские озера	—	—	—	2	21	37	8	—	68
Итого	—	—	—	2	60	152	53	6	273

Основные формы гольцов Хантайского озера в пространстве главных компонент образуют довольно четко обособленные совокупности (рис. 7). По первой главной компоненте наиболее обособленными являются озерные (*тыптушка*) и озерно-речные *длиннотычиночные* гольцы. *Короткотычиночные* гольцы также образуют достаточно обособленную область. Следует подчеркнуть, что материалом для проведения многомерного анализа послужили наши сборы одноразмерных гольцов в районе устья р. Кутарамакан: сравнение близких по размерам особей для исследования гольцов особенно важно, поскольку у них сильно выражена размерная изменчивость пластических признаков.

Среди изученных форм гольцов в наибольшей степени отличаются по числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге гольцы, называемые нами *длиннотычиночными* (Романов, 2003). Помимо этого, от *короткотычиночных* гольцов они достоверно отличаются по 30 из 37 сравниваемых пластических признаков, а от *тыптушек* – по 28. По длине головы и диаметру глаза в % длины тела по Смитту различия превышают подвидовой уровень ($CD \geq 1,28$). Между *тыптушками* и *короткотычиночными* гольцами достоверные отличия обнаружены по 26 признакам, при этом *тыптушки* характеризуются существенно большим диаметром глаза ($CD > 1,28$), а длина наибольшей жаберной тычинки относительно длины жаберной дуги у *короткотычиночных* гольцов в два раза меньше, чем у *длиннотычиночных* и *тыптушек*.

Три отмеченные выше массовые формы гольцов оз. Хантайского отличаются также по темпу линейного и весового роста, по своим предельным размерам. Показатели относительной плодовитости (t/q) *тыптушек* ($x = 2,54$) оказались почти в два раза меньше, чем у *длиннотычиночных* гольцов ($x = 4,37$).

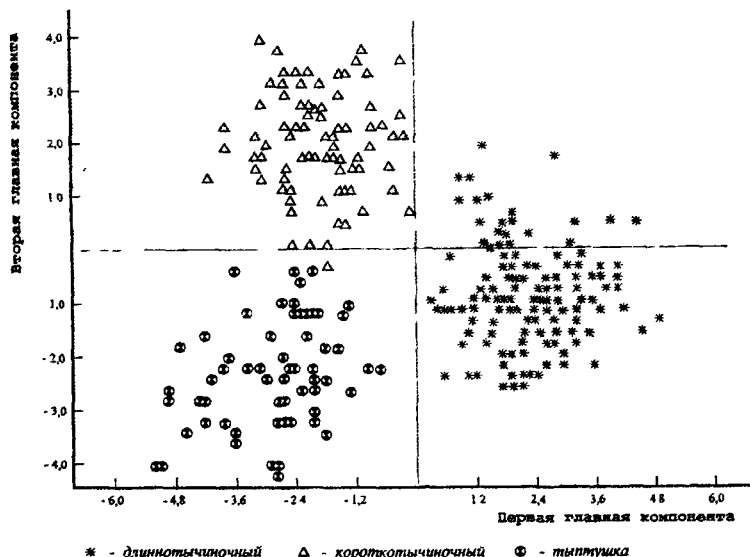


Рис. 7 Распределение основных форм гольцов оз Хантайское в пространстве двух главных компонент по 25 пластическим признакам

Каждая из обсуждаемых форм характеризуется достаточно сложной внутривидовой структурой. Наиболее сложной она оказалась у короткотычиночных гольцов. Здесь нами отмечены глубоководные и карликовые формы. Отдельные морфологически отличные субизолаты были обнаружены в притоках оз. Хантайского и в озерах Кутарамакан и Хаканча.

Достаточно обособленную группу представляют *длиннотычиночные* гольцы оз. Хантайского. По нашему мнению, они относятся к филетической линии гольцов Забайкалья, о чем свидетельствует их относительная многотычинковость, характерная для забайкальских гольцов (Алексеев и др., 2000), а также значительное сходство во внешнем облике. Скорее всего, забайкальские гольцы, как и байкальские хариусы, проникли в водосмы Хантайской системы, когда своя гольцовая фауна здесь уже существовала и была в значительной степени дифференцирована. По нашим данным, популяционная структура гольцов из оз. Хантайского имеет много общих черт с таковой озер Лама и Кета (Норильские озера), но фауна хантайских гольцов, несомненно, богаче и содержит совершенно уникальные элементы, характерные только для этого водоема.

ИЗМЕНЕНИЯ МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ СИГОВЫХ РЫБ В ПРОЦЕССЕ ФОРМИРОВАНИЯ ХАНТАЙСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Исследования факторов, влияющих на изменение экстерьера, возрастного состава, динамики роста и плодовитости рыб имеют богатые традиции в отечественной

ихтиологической литературе (Иогансен, 1953, Никольский, 1955, 1974; Иогансен, Кафанова, 1968, Поляков, 1975; Кошелев, 1984, Дгебуадзе, 2001 и др.). Обычно подобные исследования проводились в водоемах, имеющих разные гидрологические условия или в разных географических зонах. Формирующееся водохранилище создает уникальные возможности мониторинга изменений основных биологических показателей рыб за сравнительно короткий период времени, поскольку здесь процессы, сопутствующие его формированию, часто повторяют и даже значительно усиливают все то, что происходит в естественной среде обитания.

На примере массовых представителей сиговой фауны Хантайского водохранилища нами были прослежены изменения морфологических признаков, линейных и весовых размеров, возрастного состава и плодовитости. Было определено влияние, которое оказывало на популяции сигов-планктофагов и сигов-бентофагов, такого фактора среды, как уровенный режим этого водоема.

В качестве основного материала для написания этой главы послужили сборы по двум видам: планктофагу – ряпушке и бентофагу – сига-пыжьяну. Выбор этих объектов исследования был обусловлен их стабильной численностью в течение всего периода наблюдений. Кроме этого, приводятся данные по пеляди, хотя в первые годы существования Хантайского водохранилища озерная форма пеляди еще не была массовым видом, а озерно-речная, довольно быстро, в течение 5-7 лет практически исчезла из промысла. Основные исследования были сосредоточены на изучении группировок сиговых рыб, мигрирующих на нерестилища в р. Хантайку – основной приток водохранилища. Всего был охвачен непрерывными наблюдениями пятнадцатилетний период с 1977 по 1991 гг. Кроме этого, были собраны дополнительные материалы в 1995, 1999 и в 2000 гг.

Учитывая, что микроэволюционные процессы в нестабильных условиях существования проходят более интенсивно и проявляются обычно значительно ярче, данное обстоятельство привлекло морфологов к исследованию изменчивости признаков рыб в условиях формирующихся водохранилищ (Зиновьев, 1971; Лягина, 1967, 1984, 1992; Дукровец, Митрофанов, 1975; Кудерский, 1986; Костицын, 1988, Назаров 1988, Касьянов, Изюмов, 1997 и др.). Основным объектом подобных исследований чаще всего была плотва, как наиболее массовый вид, характеризующийся именно в условиях водохранилищ наибольшей изменчивостью морфологических признаков, чем в других типах водоемов (Касьянов, 1989).

Проведенный нами анализ изменчивости морфологических признаков сибирской ряпушки Хантайского водохранилища в процессе его формирования выявил довольно значительные изменения за довольно короткие интервалы времени. При этом наиболее интенсивно процессы формирования «морфологического облика» ряпушки наблюдались уже в первые годы с момента заполнения этого водоема. Достаточно отметить, что в период с 1977 по 1980 гг. из 25 пластических признаков рыб, используемых для кластерного анализа достоверные отличия отмечены по 11 (44,0 %). В большей мере это коснулось признаков головы.

Аналогичный временной интервал с 1988 по 1991 гг. характеризовался уже менее существенными морфологическими изменениями, что вполне согласуется с достаточно стабильным уровенным режимом водохранилища и, как следствие, с более или менее равноценными условиями обитания планктофага – ряпушки. Достоверно отличающихся признаков в этот период было отмечено лишь шесть (24,0 %). Следует отметить, что на менее коротких временных интервалах (1980–1982; 1982–1984; 1984–1986; 1986–1988 гг.) при неустойчивом уровенном режиме и нестабильных,

подчас депрессионных, а позднее и несколько более благоприятных условиях трофической обеспеченности, различия были более существенными.

Сравнительный морфологический анализ сига-пыжьяна, проводившийся на протяжении ряда лет, выявил заметную обособленность сига из р. Горбичин от сига, мигрирующих для размножения в р. Хантайку по пластическим признакам (рис. 8). Как и у ряпушки для проведения этого анализа собирались материалы по строго одноразмерным рыбам и однородные в половом отношении (всего использовали 18 признаков).

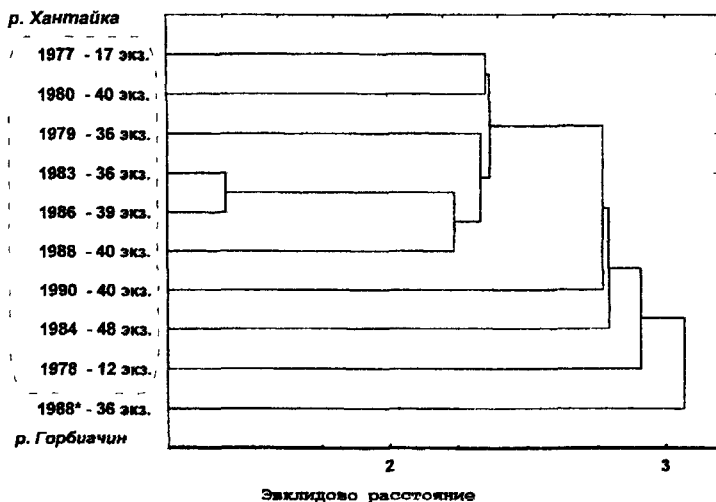


Рис. 8. Дендрограмма сходства по пластическим признакам сига-пыжьяна Хантайского водохранилища разных лет его формирования

Среди сига, размножающихся в р. Хантайке, направленных изменений пластических признаков на протяжении всего периода наблюдений почти не обнаружено. Значения всех признаков, за исключением длины головы, которая относительно увеличивалась, в разные годы менялись в ту или иную сторону, но если оценивать эту изменчивость посредством линий тренда, то все же обнаруживается некоторое увеличение антеанального, антевенрального, антедорсального расстояний, длины анального, грудного плавников, толщины головы и ее высоты на уровне глаза и затылка.

Относительное увеличение пропорций головы мы связываем с тем, что менялся в сторону увеличения возрастной состав наших выборок, при сохранении линейных размеров. К признакам, по которым наблюдалось относительное их уменьшение, можно отнести такие как пектроанальное, вентроанальное расстояния, длина рыла и ширина лба.

Высокий уровень кормовой обеспеченности первых лет существования Хантайского водохранилища положительно отразился на биологических характеристиках всех рыб, в том числе и сибирской ряпушки. У нее значительно увеличился темп линейного и весового роста, возросла плодовитость, упитанность и жирность, сократились сроки достижения половой зрелости (Романов, 1980, 1981, 1988). В первые годы существования водохранилища, сибирская ряпушка, имея довольно высокие показате-

тели темпа роста и плодовитости, являлась практически единственным планктофагом этого водоема, поскольку численность пеляди в этот период была еще невелика.

В последующем, с усилением депрессионных явлений в процессе формирования водохранилища, особенно с 1979 г., заметно снижение всех биологических показателей и увеличение сроков полового созревания на 1–2 года. Если в 1977 г. основу нерестового стада составляли рыбы в возрасте от 2+ до 4+ лет (более 80 %), то к 1988 г. это были уже четырех- и пятилетки, а в 2000 г. – соответственно ряпушки в возрасте 4+ – 6+ лет (табл. 9). За период с 1977 по 1991 гг. была отловлена только одна ряпушка (самка), в возрасте 7+ лет. Семилетки (6+) составляли крайне незначительную долю и специально отбирались для анализа из сотен просмотренных ряпушек. К 2000 г. они уже составляли почти 30 % в составе нерестовой части популяции, где стали отмечаться и рыбы более старших возрастов.

Таблица 9 Возрастной состав сибирской ряпушки нерестовой части популяции в разные годы формирования Хантайского водохранилища (р. Хантайка)

Год	Возраст, лет								$\frac{n}{\%}$
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	
1977	<u>12</u>	<u>128</u>	<u>141</u>	<u>111</u>	<u>59</u>	<u>7</u>	–	–	<u>457</u>
	2,6	27,9	30,8	24,2	12,9	1,5	–	–	100
1988	–	<u>2</u>	<u>148</u>	<u>54</u>	<u>9</u>	<u>4</u>	–	–	<u>217</u>
	–	0,9	68,2	24,9	4,2	1,8	–	–	100
2000	–	–	<u>10</u>	<u>42</u>	<u>72</u>	<u>56</u>	11	<u>1</u>	<u>192</u>
	–	–	5,2	21,9	37,5	29,2	5,7	0,5	100

Слабый пресс планктофагов в первые годы существования искусственного водоема создавали особые условия для их нагула. В конце 70-х – начале 80-х годов отмечались самые высокие линейные и весовые характеристики пеляди. Численность ее пока была очень низка, и большую часть составляли рыбы из залитых озер и первые поколения, появившиеся здесь. При рассмотрении отдельных возрастных групп, собранных в разное время на акватории Хантайского водохранилища, обращало на себя внимание достаточно большая изменчивость размеров в пределах одной возрастной группы. Неоднородность популяции пеляди Хантайского водохранилища отмечалась на разных участках его акватории. Например, в Куломбинском заливе были обнаружены медленно- и быстрорастущая формы пеляди (Кушкин, Бурнев, 1990). Несмотря на это, к концу 90-х годов можно констатировать, что общая нехватка зоопланктона достаточно сильно снизила темпы роста планктофага-пеляди (табл. 10). По отдельным возрастным группам уменьшение весовых показателей составляет 5–7 раз. Изменение темпа линейного и весового роста пеляди из водохранилища сопоставлялось изменением и возрастного состава в уловах из этого водоема. Если в первые годы доминировали относительно младшевозрастные группы (3+ – 5+ лет), то уже к 1990 г. основу промысла составляли восьми- и девятилетки. При сравнении с данными по росту пеляди из других водоемов Таймырского полуострова можно отметить, что в пределах Путоранской озерно-речной системы показатели длины и массы одновозрастных особей достаточно близки и несколько уступают таковым из бассейна р. Хатанги. Имея преимущества при добывании пищи (несколько большее число жаберных тычинок) и полнее осваивая зоопланктон, озерная пелядь из Хантайского водохранилища обладала и более высокими показателями линейного и ве-

сового роста, плодовитости, чем озерно-речная пелядь и пелядь из Хантайского озера в тех же возрастных группах

Таблица 10 Линейные и весовые размеры озерно-речной и озерной форм пеляди в Хантайском водохранилище в разные годы его формирования

Возраст, лет	Озерно-речная форма						Озерная форма								
	1977 г			1979 г			1979 г			1990 г			1999 г		
	Sm	Q	n	Sm	Q	n	Sm	Q	n	Sm	Q	n	Sm	Q	n
3 +	283	295	33	240	159	52	—	—	—	—	—	—	178	54	1
4 +	325	486	31	276	265	88	355	681	4	252	185	1	213	110	10
5 +	348	614	29	317	444	65	372	784	17	282	298	10	233	146	29
6 +	389	879	13	339	554	53	401	984	13	308	405	23	259	198	50
7 +	423	1153	3	359	673	29	433	1198	3	322	473	42	267	225	44
8 +	—	—	—	382	808	4	480	1934	8	335	549	39	291	291	29
9 +	—	—	—	368	720	1	480	1765	1	349	622	25	305	359	17
10 +	—	—	—	—	—	—	—	—	—	368	743	6	321	404	9

Уже отмечаемые нами выше условия нагула сига-пыжьяна в 1985 г привели к тому, что у самцов и самок возрастная и размерная изменчивость показателя упитанности, до этого демонстрировавшего постоянный рост, приняли другую форму (рис 9). Если у самок сига-пыжьяна можно было наблюдать достаточно близкие значения упитанности по Кларк во всех возрастных группах, особенно в массовых, то у самцов очевидно даже ее снижение с возрастом. Аналогичная ситуация наблюдается и в характере зависимости упитанности от длины по Смитту У ряпушки существенных изменений в упитанности в относительно близкие годы наблюдений не отмечено.

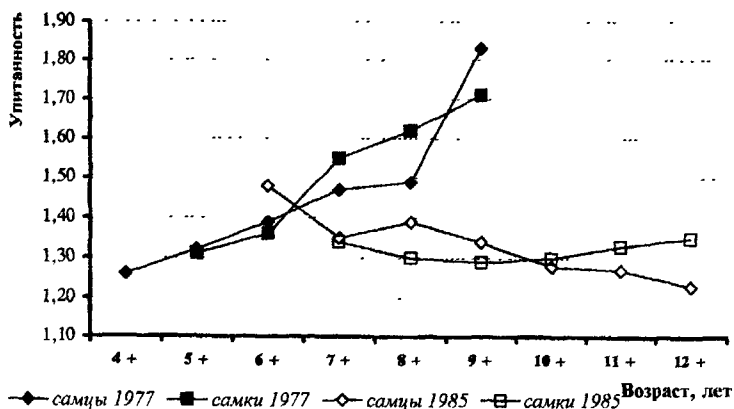


Рис 9 Возрастная изменчивость упитанности по Кларк самцов и самок сига-пыжьяна в разные годы формирования Хантайского водохранилища

В последние годы наблюдений за нерестовыми частями популяций сибирской ряпушки и сига-пыжьяна нами отмечаются весьма невысокие показатели упитанности. При этом следует заметить, что значения упитанности по Кларку у ряпушки по мере увеличения ее длины в отдельные годы уже не растут, а у сига пыжьяна наблюдается даже их падение с увеличением длины тела. Этот период характеризуется весьма низкими значениями упитанности всех сиговых рыб.

Так у самок сига-пыжьяна средние показатели упитанности по Фультону в нерестовом стаде снизились с 1,79 (1977 г.) до 1,54 (1980 г.). Уже к 1985 г. этот показатель упал до 1,42, а к 1995 г. – до 1,33. В 2000 г. упитанность самок в нерестовом стаде была лишь 1,24. Иными словами, она снизилась почти на 30,7 %. Как показывают наши данные по самкам сига-пыжьяна, изменения упитанности исследования зависели /коэфф. корреляции – 0,70/ от уровня режима водохранилища (рис. 10).

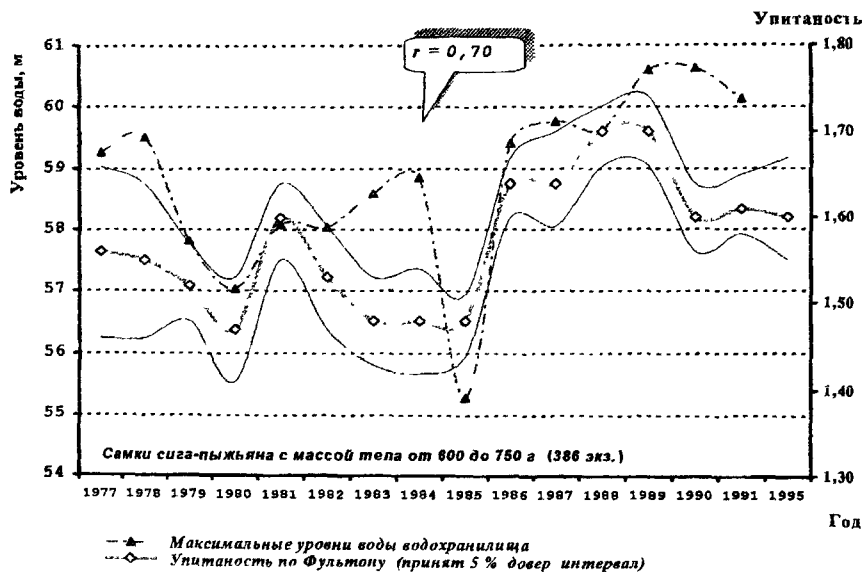


Рис 10 Изменение упитанности близких по массе тела самок сига-пыжьяна в процессе формирования Хантайского водохранилища

Изменения возрастного состава в нерестовой части популяции сиговых рыб неминуемо сказались на средних величинах плодовитости. Особенно это ярко проявилось у сига-пыжьяна, который имел самый длинный возрастной ряд среди всех сиговых. Уже к 1982 г. средний возраст самок в нерестовом стаде вырос с 7,0 до 9,4 лет (рис. 11). У сига-пыжьяна Хантайского водохранилища возраст начала массового полового созревания самок сместился с 5 + лет (1977 г.) до 9 + лет (1999 г.), хотя очень редко (менее 1 %) и в последние годы встречались половозрелые самки в возрасте 8 + и даже 7 + лет.

Притом, что средний возраст самок сига к 1991 г. достиг 10+ лет, их плодовитость снизилась более чем в 2 раза. Незначительные флуктуации в этот период возрастного состава отражают незначительные изменения в кормовой обеспеченности рыб в рассматриваемый период. Видимо, интервал среднего возраста половозрелых

самок в 90-е годы, который редко выходил за пределы 9+ и 10+ лет, свидетельствует об известной стабилизации этого показателя для сига-пыжьяна

Если средние показатели плодовитости сига-пыжьяна в целом снизились чуть более чем в два раза (средняя масса самок в нерестовом стаде снизилась с 1200 до 670 г), то по отдельным возрастным группам снижение оказалось значительно больше. Например, у десятилеток (9+ лет) – группы, которая была достаточно полно представлена во все годы наблюдений, плодовитость снизилась во всех возрастных группах, причём значительно (табл. 11)

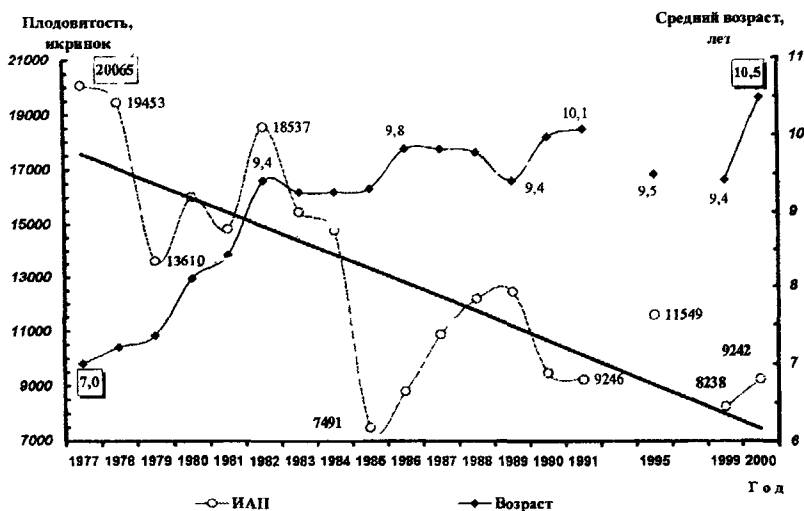


Рис 11 Изменение средних показателей возраста и ИАП в нерестовой части популяции сига-пыжьяна в процессе формирования Хантайского водохранилища

Самые низкие показатели плодовитости были в экстремальном для бентофауны в 1985 г. В этот год площадь водохранилища в результате аварийной сработки уровня уменьшилась почти в два раза.

Таблица 11 Изменение ИАП и ИОП самок сига-пыжьяна (9 + лет) Хантайского водохранилища в разные годы его формирования

Плодо- вительность	Год наблюдений							
	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984
ИАП	37613	25129	18266	16705	16942	14784	14642	14186
ИОП (r/q)	22,95	18,75	19,40	18,89	16,50	18,12	19,86	17,60
Число рыб	2	3	3	18	41	50	29	40
	Год наблюдений							
	1985	1986	1987	1988	1990	1995	2000	
ИАП	6814	7787	9862	9466	8347	8447	11032	8257
ИОП (r/q)	11,97	13,22	16,91	16,35	14,91	14,12	16,09	16,42
Число рыб	38	43	41	45	29	29	34	23

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ИХТИОФАУНЫ ХАНТАЙСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

С зарегулированием в 1970 г. стока р. Хантайки, правого притока Нижнего Енисея, началось заполнение самого северного водохранилища нашей страны – Хантайского, входящего в число крупных водоемов подобного назначения, как Сибири, так и европейской части России. Его площадь, при НПУ – 60 м, составляет 2230 км², что сопоставимо с такими водохранилищами Сибири, как Вилюйское (2170 км²) и Красноярское (2100 км²).

Нестабильный уровеньный режим Хантайского водохранилища, как в течение одного года, так и в разные годы его становления, оказывает неблагоприятное воздействие на развитие и динамику численности гидробионтов. Суровые климатические условия заполярья, отсутствие здесь достаточно развитых гумусосодержащих грунтов, преобладание суглинистых почв, скальных и многолетнемерзлых пород, покрытых малопродуктивными в органогенном отношении мхами – все это и обусловило своеобразие формирования гидрофауны Хантайского водохранилища. Позднее вскрытие (конец июня – начало июля) и ранний ледостав (вторая половина октября) ограничивают период активной вегетации до 3 – 3,5 месяцев.

Если, начальный период формирования водохранилища, с момента начала заполнения (1970 г.) и до достижения наивысших уровеньных отметок (1975, 1977, 1978 гг.) можно характеризовать как фазу вспышки трофии, то в дальнейшем ситуация стала меняться. Резкое снижение поступления органогенных материалов по мере заполнения этого водоема после 1977 г. и возрастающая численность массовых колющих рыб, увеличивающих с каждым годом свои потребности, рыбы явились причиной развития депрессионных явлений в кормовой обеспеченности гидробионтов. Частично признаки депрессии наблюдались уже в 1978–1979 гг.

В первые годы формирования ихтиофауны Хантайского водохранилища здесь отмечалось 17 – 18 видов рыб (Тюльпанов, 1975, Крупицкий, Мартынюк, 1977) при резком доминировании по численности сибирской ряпушки, сига-пыжьяна, щуки и девятииглой колюшки. В дальнейшем некоторые виды, доминировавшие в первые годы развития Хантайского водохранилища, утратили свои былые позиции и отошли на второй план или даже практически исчезли из состава рыбной части сообщества. Другие, напротив, вышли в число ведущих по численности видов, определяющих к настоящему моменту качественные и количественные (по промыслу) характеристики ихтиофауны.

В настоящее время к числу массовых представителей ихтиофауны этого водоема, составляющих основу видового разнообразия и обладающих высокой численностью можно отнести не более 8 – 9 видов рыб, среди которых отмечены представители пяти семейств: сиговые /ряпушка, пелядь, сиг-пыжьян/, щуковые /щука/, карповые /сибирская плотва, сибирский елец, голянь/, тресковые /налим/ и окуневые /окунь/. Представители трех семейств – ряпушка, пелядь, сиг-пыжьян, щука, налим – пока составляют основу промысла (Романов, Карманова, 2004). Другие виды, например, плотва, елец и окунь, используются промыслом по ряду причин явно недостаточно. Их численность в настоящее время достаточно высока.

В составе фауны можно отметить виды, которые еще сравнительно недавно, в начальный период формирования водохранилища, не обладали высокой численностью и только в настоящее время они вошли в число массовых. В то же время некоторые виды довольно стабильны по численности в течение всего периода существования водохранилища. Наблюдаемое сокращение численности отдельных пред-

ставителей (девятииглая колпешка) сопровождалось ростом численности видов, имеющих сходные спектры питания (например, пелядь, елец, голянь). Резких колебаний численности среди бентофагов не отмечено, видимо, эта группа рыб находится в относительно депрессионном состоянии. По сравнению с первыми годами численность сига пыжьяна стала меньше. Определенную роль здесь сыграл и неконтролируемый и браконьерский промысел на основных нерестовых реках этого вида.

Одним из наиболее интересных явлений в процессе формирования Хантайского водохранилища следует считать своеобразный «феномен» щуки. Действительно, ни в одном крупном водохранилище страны, кроме Хантайского и Вилюйского, щука не была столь многочисленна (более 80 % от общего вылова) и не сохраняла высокую численность столь долго. Обычно в процессе формирования сибирских водохранилищ наблюдается всплеск численности этого хищника уже на 3 – 4 год после зарегулирования стока реки. В этот период численность щуки в уловах достигает 50 % и более (Ольшанская, 1975; Сецко, 1976; Мамонтов, 1977; Романов, 1980 и др.). Но уже через 2 – 3 года численность щуки заметно снижается, а в последующем она практически исчезает из промысла. В Хантайском водохранилище только в 1988 г. налим опередил щуку в качестве лидирующего объекта промысла.

Возрастающая численность окуня, ельца и плотвы в Хантайском водохранилище при отсутствии эффективных орудий их вылова, заставляла ориентироваться на сохранение высокой численности щуки как основного потребителя этих и других малоценных видов (голянь, налим) и уже через щуку получать промысловую продукцию. Однако эти рекомендации по рациональному ведению рыбного хозяйства на водохранилище практически не выполнялись. Сокращение численности щуки неминуемо влекло за собой появление более пластичного и менее ценного хищника как налима.

Основным богатством Хантайского водохранилища, несомненно, являются сиговые рыбы. Нигде в подобных водоемах страны пока не отмечалось столь большого видового разнообразия и столь высокой промысловой численности этих рыб. В первые годы формирования Хантайского водохранилища сиговые характеризовались хорошим темпом линейного и весового роста, превышавшим аналогичные показатели популяций тех же видов из сопредельных бассейнов рек Таймырского полуострова. У них отмечалось сравнительно раннее половое созревание и высокие показатели плодовитости. Но по мере заполнения водохранилища и увеличения численности потребителей зоопланктона эти характеристики стали снижаться. Снижение показателей линейного и весового роста на примере одновозрастных рыб стало заметно уже в 1979 г., с интенсификацией депрессионных процессов в водохранилище. К настоящему времени подобные показатели снизились относительно первых лет наблюдений в 2-3 раза. Данные обстоятельства отразились и на воспроизводительных показателях сиговых рыб.

ВЫВОДЫ

1 В условиях сложных гидросистем водоемов юга Таймырского полуострова популяционная структура рыб представляет собой комплекс форм разного уровня дифференциации рыбы, населяющие глубоководные, мелководные водоемы и речные участки в пределах единого бассейна, отличаются не только по пластическим, но и некоторым меристическим признакам. Наиболее сложно структурированные популяции характерны для лососевых, хариусовых и сиговых рыб.

2. В бассейнах рек Хантайки (Енисей), Хатанги и Пясины симпатричны два вида ряпушек: малопозвонковая (в среднем меньше 59 позвонков) европейская ряпушка *Coregonus albula* (Linnaeus) и относительно многопозвонковая (в среднем более 60 позвонков) сибирская *Coregonus sardinella* Valenciennes. Популяции этих видов отличаются также по числу чешуй в боковой линии (соответственно около 80 и около 86), целому ряду пластических признаков и по местам и срокам размножения.

3. Обитающие симпатрично в водоемах Хантайской гидросистемы две формы хариусов по совокупности внешних признаков диагностируются как черный байкальский хариус *Thymallus arcticus baicalensis* (Pallas) и камчатский хариус *Th. arcticus mertensii* Valenciennes. Их взаимоотношения соответствуют межвидовым и сходны с ситуацией, наблюдаемой в зоне симпатрии европейского и сибирского хариусов.

4. В большинстве крупных озер юга Таймыра голцы рода *Salvelinus* представлены несколькими симпатричными формами, из которых наиболее дивергировавшей и заслуживающей видового статуса является таймырский голец - *Salvelinus taimyricus* Michin, населяющий озера Таймырское, Лама, Собачье и Хантайское.

5. Наблюдаемое в бассейне оз. Хантайское уникально высокое разнообразие форм голецов обусловлено не только сложной гидрологической структурой самой водной системы, но и вторичным контактом представителей разных филетических линий голецов: таймырской и забайкальской фаун.

6. Процесс формирования водохранилища Усть-Хантайской ГЭС сопровождался существенными изменениями в морфологии сиговых рыб, затрагивающими, прежде всего, пластические признаки.

7. В процессе формирования Хантайского водохранилища в популяциях сиговых рыб (сиг-пыжьян, сибирская ряпушка, озерная пелядь) произошло смещение времени полового созревания на более поздние возрасты.

8. В первые годы существования Хантайского водохранилища (1975–1980) населяющие его сиговые рыбы по линейным и весовым показателям заметно обгоняли одновозрастных особей не только в Хантайской гидросистеме, но и в других водоемах региона. Последующая трофическая депрессия привела к значительному снижению этих показателей уже в начале 80-х годов. Наиболее резкое уменьшение размеров выявлено для озерной пеляди, у семилеток которой к 1999 году масса снизилась более чем в четыре раза.

9. Наблюдаемая с начала 80-х годов трофическая депрессия привела к снижению показателей абсолютной плодовитости у всех сиговых рыб Хантайского водохранилища, при этом уменьшение средних значений ИАП наблюдается не только у рыб одного возраста, но и у одноразмерных особей.

10. Снижение показателей индивидуальной плодовитости сиговых рыб Хантайского водохранилища в наибольшей степени связано с уменьшением массы тела самок и, соответственно, снижением их упитанности, а также обнаруживает влияние динамики уловов и режима: наибольшее воздействие оказывают уровень весенне-летнего заполнения водохранилища и межуровневая разница текущего года.

11. На протяжении всего периода (1975–2000 гг.) организованного рыбного промысла на Хантайском водохранилище его основу (60 - 85 %) составляли хищные рыбы (щука, налим, окунь). К настоящему времени из сигово-щучьего водоема начального периода своего формирования оно превратилось в сигово-окуневый. Ведущим фактором, определяющим состояние популяций хищных и мирных рыб, является кормовая база, а не условия воспроизводства.

Основные работы:

Участие в монографиях

Вопросы экологии водоемов и интенсификации рыбного хозяйства Сибири / под ред. Б.Г. Иоганзена, А.П. Петлиной. – Томск: Изд-во Томск ун-та, 1986. – 132 с.

Природа Хантайской гидросистемы / под ред. Б.Г. Иоганзена и А.М. Малолетко. – Томск: Изд-во Томск ун-та, 1988. – 336 с.

Решетников Ю.С., Мухачев И.С., Болотова Н.Л. и др. Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1788): Систематика, морфология, экология, продуктивность. – М.: Наука, 1989. – 303 с.

Фауна позвоночных животных плато Путорана / Под общ. ред. А.А. Романова. – М., 2004. – 475 с.

Петлина А.П., Романов В.И. Изучение молоди пресноводных рыб Сибири: Учебное пособие. – Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2004. – 203 с.

статьи:

1. Романов В.И. Ихтиофауна Хантайской гидросистемы и особенности ее формирования // Методы комплексных исследований сложных гидросистем. – Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1980. С. 76-97.
2. Романов В.И. К биологии сибирской ряпушки Хантайского водохранилища в период формирования его ихтиофауны // Исследования планктона, бентоса и рыб Сибири. – Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1981. С. 58-65
3. Романов В.И., Чупин В.И. Особенности экологии пеляди в условиях сложных гидросистем // Охрана и рациональное использование природных ресурсов Сибири и Дальнего Востока. – Красноярск, 1981. С. 148-151.
4. Романов В.И. Некоторые особенности процесса формирования и развития ихтиофауны северных водохранилищ Сибири // Всесоюзная конференция по теории формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб – М.: Изд-во ВНИРО, 1982. С. 264-265.
5. Романов В.И. Сравнительная характеристика симпатрических гольцов рода *Salvelinus* Хантайского озера (Путорана) // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб / Тезисы коорд. совещ. по лососевидным рыбам. – Л.: Наука, 1983. С. 175-176
6. Романов В.И. Экологическая структура гольцов (р. *Salvelinus*) Хантайского озера // Вопросы географии Сибири – Томск: Изд-во Томск ун-та, 1983. Вып. 14. С. 73-88.
7. Романов В.И. Экология естественных гибридов сиговых рыб в условиях формирующейся ихтиофауны Хантайского водохранилища // Биологические основы рыбного хозяйства Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. С. 108-112.
8. Романов В.И. Биология пеляди в условиях формирующегося водохранилища // Третье Всесоюзное совещание по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. – Тюмень, 1985. С. 136-137
9. Романов В.И. Популяционная структура лососевидных рыб в больших озерах полуострова Таймыр // Проблемы микроэволюции. – М.: Наука, 1988. С. 71-72
10. Романов В.И. Уровни морфо-экологической дивергенции лососевидных рыб некоторых крупных озер Таймырского полуострова // III Всесоюзное совещание по лососевидным рыбам – Тольятти, 1988. С. 265-267.
11. Ледяев О.М., Романов В.И. Цех начал работать // Рыбное хоз-во, 1988. № 3. С. 58

- 12 Романов В.И. Некоторые вопросы организации научных исследований и охраны рыб водоемов Таймыра // Экология и практика / Тез. докл. к конф. – Томск, 1989. С. 179-182.
13. Романов В.И. Опыт использования методов многомерной статистики для решения таксономических проблем на примере лососевидных рыб Таймырского полуострова // Сб науч трудов ГосНИОРХ, 1990. Вып. 316. С. 78-79
14. Романов В.И. Популяционная структура гольцов (р. *Salvelinus*) озера Таймыр // Фенетика природных популяций / Матер. IV Всесоюз. совещ (Борок, ноябрь 1990 г.). – М., 1990. С. 242-243.
- 15 Ледяев О.М., Романов В.И. Пути рационального рыбохозяйственного использования разнотипных озер юга Таймырского полуострова // Рыбопродуктивность озер Западной Сибири / Сб науч. трудов. – Новосибирск: Наука, 1991. С. 80-82.
16. Романов В.И. К вопросу о популяционной структуре гольцов (р. *Salvelinus*) озера Кета // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири / Матер. конф. по изучению водоемов Сибири. – Томск, 1996. С. 97-98.
17. Романов В.И., Брусьянина Т.А. Фенетическая структура хариусовых рыб из некоторых водоемов юго-западной части Таймырского полуострова // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири / Матер. конф. по изучению водоемов Сибири – Томск, 1996. С. 98-99.
- 18 Романов В.И., Лукьянцев В.В. Популяционная структура лососевидных рыб Хантайской гидросистемы и проблемы охраны редких форм // VII Съезд Гидробиологического общества РАН (Казань, 14-20 октября 1996 г.). Матер. съезда, Т. 2. – Казань: Полиграф, 1996. С. 224-227.
- 19 Романов В.И. К биологии ряпушек бассейна реки Хатанги // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование / Матер. научн. конф., посвящ. 50-летию деятельности Новосиб. отд. СибрыбНИИпроект; июль, 1997. – Новосибирск, 1997. С. 145-147.
20. Бочкарев Н.А., Романов В.И. Популяционная структура сига (*Coregonus lavaretus*) крупных озер Сибири. The population structure of Whitefish (*Coregonus lavaretus*) in the large lakes of Siberia // Экологически эквивалентные виды гидробионтов в Великих озерах Мира / Международн. симпоз. – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 1997. С. 51-53.
21. Романов В.И. Изменение морфологических признаков сибирской ряпушки Хантайского водохранилища в процессе его формирования // Биологическое разнообразие животных Сибири / Матер. научн. конф., посвящ. 110-летию зоолог. исслед. и образов. в Сибири – Томск, 1998. С. 215-217.
22. Романов В.И. Использование крапивофизиологических признаков для оценки статуса симпатрических гольцов (род *Salvelinus*) Хантайского озера (Таймырский полуостров) // Биологическое разнообразие животных Сибири / Матер. научн. конф., посвящ. 110-летию зоолог. исслед. и образов. в Сибири. – Томск, 1998. С. 97-99.
23. Романов В.И. Оценка корреляционных связей между основными биологическими характеристиками самок сига-пыжьяна и их плодовитостью // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования / Матер. научн. чтений. – Томск. 1998. С. 191-195.
- 24 Романов В.И. К вопросу о популяционной структуре муксуна (*Coregonus muksun* (Pallas)) водоемов Таймыра // Вестник ТГПУ, сер. естественные и точные науки, 1999. Вып. 7(16). С. 38-43.
- 25 Лукьянцев В.В., Романов В.И., Еременко Н.А., Панкин В.В. Паразитофауна мас-

- совых форм гольцов (род *Salvelinus*) Хантайского озера // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири / Матер. научн.-практ. конф., посвященной 90-летию Енисейской ихтиолог. лаборатории. – Красноярск: Редакц. – изд. отдел КГПУ, 1999 С 316-323
26. Романов В.И. Ихтиофауна озер Лукунского участка Таймырского государственного заповедника // Матер. междунар. конф. "Озера холодных регионов". Ч.5. Вопросы ресурсоведения, ресурсопользования, экологии и охраны. – Якутск, 2000. С. 148-159.
 27. Романов В.И. Морфо-экологическая характеристика ряпушки из озера Томмот (бассейн р. Хатанги) и некоторые дискуссионные вопросы систематики евразийских ряпушек // Сибирский эколог. журн., 2000. Т. 7. № 3. С. 293-304.
 28. Карманова О.Г., Романов В.И. Состояние некоторых биологических показателей промысловых рыб Хантайского водохранилища в период стабилизации его режима // Труды II совещания «Экология пойм сибирских рек и Арктики». – Томск, 2000. С. 265-272.
 29. Романов В.И., Бочкарев Н.А. Видовой состав и структура аборигенной фауны лососевидных рыб юга Западной Сибири и сопредельных территорий // Фундаментальные проблемы охраны окружающей среды и экологии природно-территориальных комплексов Западной Сибири / Матер. конф. 27-30 июня 2000 г. – Горно-Алтайск, 2000. С. 166-168.
 30. Романов В.И., Карманова О.Г., Вежнин Д.В., Дергачева Е.В., Михайлов Д.В., Родионов А.Н. Динамика численности и изменение некоторых биологических показателей основных промысловых рыб Хантайского водохранилища (1977-1999 гг.) // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы / Матер. междунар. конф. Т. 1. – Томск, 2000. С. 169-171.
 31. Романов В.И. К вопросу о популяционной структуре и статусе западно-сибирского хариуса *Thymallus arcticus arcticus* (Pallas) // Тезисы докладов VIII съезда Гидробиологического общества РАН, Т. I, Калининград (16-23 сент. 2001). – Калининград, 2001. С. 133-134.
 32. Романов В.И. Сравнительный анализ краниологических признаков симпатричных гольцов (род *Salvelinus*) озера Хантайского // Эволюция жизни на Земле: Матер. II Междунар. симпозиума. – Томск: Изд-во НТЛ, 2001. С. 459-465.
 33. Романов В.И. Экология ледовитоморского сига (*Coregonus lavaretus pidschian*) в условиях формирующегося водохранилища // Биология, биотехника разведения и промышленного выращивания сиговых рыб / Матер. научно-произв. совещ., 19-21 дек. 2001. – Тюмень, 2001 С. 151-155
 34. Романов В.И., Карманова О.Г. Изменение основных биологических показателей рыб Хантайского водохранилища в процессе его формирования // Тезисы докладов VIII съезда Гидробиологического общества РАН, Т. III, Калининград (16-23 сент. 2001) – Калининград, 2001 С. 73-74
 35. Романов В.И., Карманова О.Г., Михайлов Д.В. Экология окуня Хантайского водохранилища в процессе стабилизации его режима // Environment of Siberia, the Far East, and the Arctic. – Tomsk, 2001 С. 299-304
 36. Романов В.И. Морфофенетические особенности некоторых подвидов сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas) в зонах их симпатрии // Эволюционная биология Т. 2 / Матер. II Междунар. конф. «Проблема вида и видообразование» Томск, 24-26 окт. 2001 г. – Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2002 С. 268-288

37. Романов В.И. О некоторых исторических «загадках» описания таймырских эндемичных гольцов (род *Salvelinus*) // Всероссийская научная конференция «Исторический опыт научно-промысловых исследований в России». – М.: Изд-во ВНИРО, 2002. С. 171-175.
38. Романов В.И. Морфологические особенности массовых форм гольцов (род *Salvelinus*) озера Хантайского // Вестник ТГПУ, сер. естественные и точные науки, 2003. Вып. 4 (36). С. 66-72.
39. Романов В.И. Фауна рыб Таймыра и некоторые задачи исследования ее проблемных ситуаций // Матер. междунар. научн.-практ. конф. «Биологические ресурсы Таймыра и перспективы их использования» – СПб.: Астерион, 2003. С. 77-82.
40. Карманова О.Г., Романов В.И. Роль сиговых в питании хищных рыб Хантайского водохранилища // Вестник ТГУ. Сер. Биологические науки. Приложение, 2003. № 8. С. 77-79.
41. Романов В.И., Рябова Т.С. К биологии некоторых сиговых рыб Пясинского залива // Вестник ТГУ. Сер. Биологические науки. Приложение, 2003. № 8. С. 184-190.
42. Романов В.И. К вопросу о диагностике и ареале восточносибирского хариуса – *Thymallus arcticus pallasi* (Valenciennes) // Вестник ТГУ. Приложение. Матер. III Междун. конф. «Проблема вида и видообразование», 2004. № 10. С. 102-106.
43. Романов В.И. Некоторые особенности изменчивости морфологических признаков у западносибирского хариуса *Thymallus arcticus arcticus* (Pallas) // Вестник ТГУ. Приложение. Матер. III Междун. конф. «Проблема вида и видообразования», 2004. № 10. С. 107-111.
44. Карманова О.Г., Романов В.И., Родионов А.Н. К экологии налима Хантайского водохранилища // Современные достижения в исследованиях окружающей среды и экологии. – Томск, 2004. С. 171-175.
45. Романов В.И., Карманова О.Г. Особенности формирования ихтиофауны заполярного Хантайского водохранилища // Сибирский эколог журн., 2004. № 4. С. 513-520.
46. Романов В.И., Карманова О.Г. Экология сибирской ряпушки Хантайского водохранилища в период стабилизации его уровня режима // Проблемы гидробиологии Сибири. – Томск: Дельтаплан, 2005. С. 212-222.
47. Романов В.И. Морфофенетические особенности сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas) в водоемах бассейна реки Лены // Эволюционная биология. Т.3. / Матер. III Междун. конф. «Проблема вида и видообразование» г. Томск, 20-22 окт. 2004г. – Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2005. С. 233-241

Отпечатано в лаборатории оперативной полиграфии СибГМУ
Заказ № 177 Тираж 120 экз.

№ 2 1 5 9 5

РНБ Русский фонд

2006-4

22215